ZUR PHYSIOLOGIE DER TURBELLARIEN

I. DIE VERDAUUNG
II. DIE EXKRETION

VON

EINAR WESTBLAD

MIT 2 TAFELN UND 17 TEXTFIGUREN

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

1925

ZUR PHYSIOLOGIE DER TURBELLARIEN

I. DIE VERDAUUNG
II. DIE EXKRETION

AKADEMISCHE ABHANDLUNG,

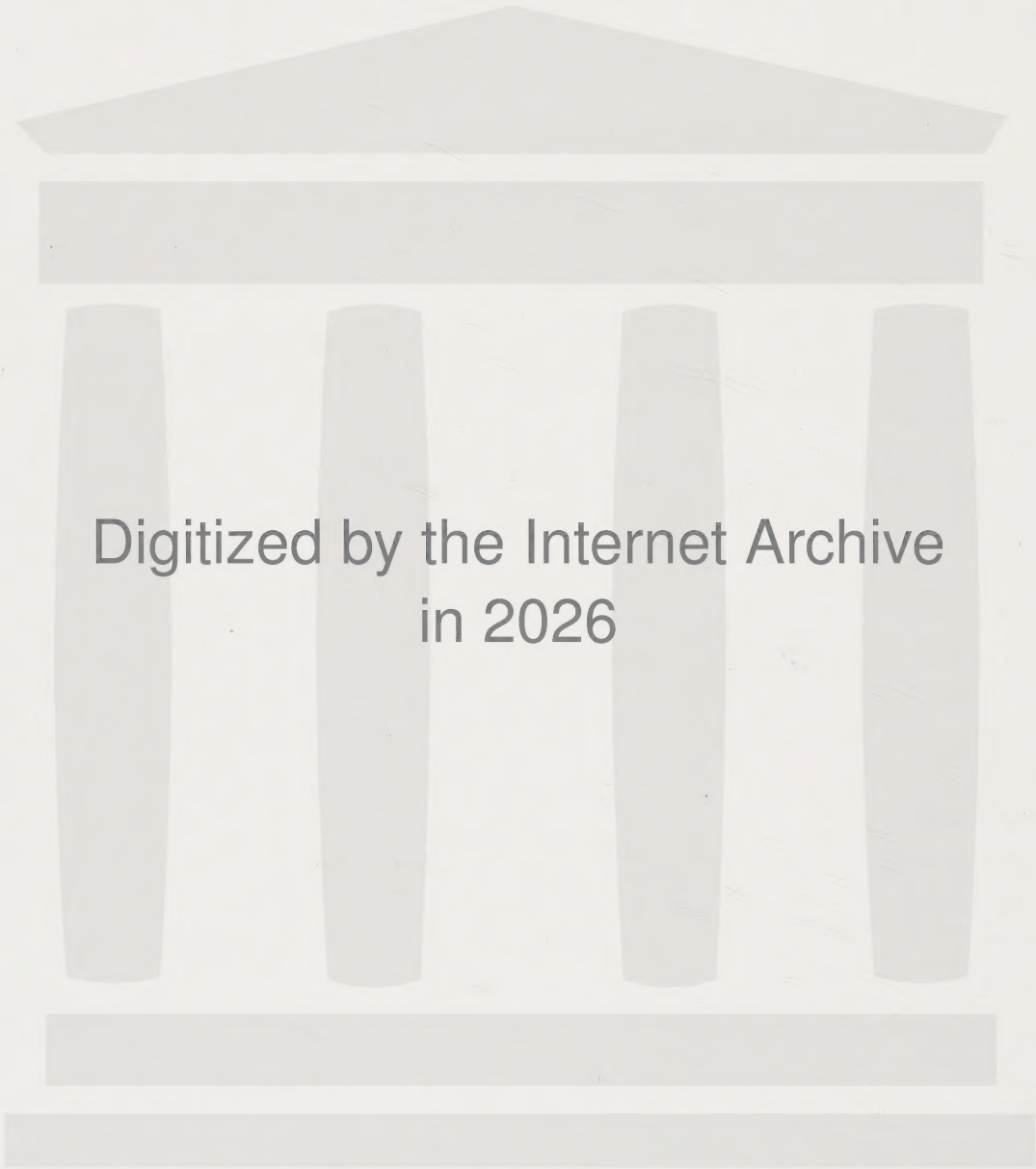
WIRD MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU LUND ZUR ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE DEN 29. MAI 1923 UM 10 UHR V. M. IM AUDITORIUM DES ZOOLOGISCHEN INSTITUTS ZU ÖFFENTLICHER VERTEIDIGUNG VORGELEGT

VON

EINAR WESTBLAD

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0059

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 6.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 6.

ZUR PHYSIOLOGIE DER TURBELLARIEN

I. DIE VERDAUUNG
II. DIE EXKRETION

VON

EINAR WESTBLAD

MIT 2 TAFELN UND 17 TEXTFIGUREN

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 11. Oktober 1922 vorgelegt.

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Vorwort.

Ebenso gut wie wir von den *morphologischen* Verhältnissen bei den Plathelminthen im grossen und ganzen unterrichtet sind, ebenso wenig wissen wir von den *physiologischen* Erscheinungen bei diesen Tieren. Es beruht dies wohl darauf, dass ihr eigenartiger Körperbau, ihre oft geringe Grösse oder parasitische Lebensweise (Trematoden, Cestoden), sie für physiologische Untersuchungen bei Anwendung der gewöhnlichen Hilfsmittel und Arbeitsmetoden wenig geeignet machen.

Vorliegende Arbeit bezweckt diese Lücke wenigstens in einigen Beziehungen auszufüllen. Von einer erschöpfenden Darstellung des Themas — Verdauung und Exkretion [1] bei den Turbellarien — das hier behandelt wird, kann natürlich nicht die Rede sein. Viele Probleme sind nur angedeutet und harren noch immer ihrer Lösung. Es ist meine Hoffnung in der Zukunft auf diesen Fragen zurückkommen zu können.

Ein kurzer geschichtlicher Überblick über die bisherigen Arbeiten auf den hier behandelten Gebieten wird in den Einleitungskapiteln des ersten und zweiten Teiles gegeben.

Mein Untersuchungsmaterial bestand hauptsächlich aus Tricladen und Rhabdocölen. Nur einzelne Beobachtungen wurden über die Exkretionsphysiologie der Polycladen gemacht. Da Untersuchungen über eine Art leicht zu Fehlschlüssen Veranlassung geben können, so habe ich versucht so viele Formen wie möglich zu studieren.

Von Tricladen konnte jedoch in erster Linie nur *Dendrocoelum lacteum* (Müll.) angewandt werden, da alle übrigen leicht erhältlichen schwedischen Arten mehr oder weniger stark pigmentiert sind, was ja die Untersuchung der lebenden Tiere wesentlich erschwert.

Von Rhabdocölen habe ich eine sehr grosse Anzahl Arten aus verschiedenen Familien studiert; so *Stenostomum leucops* (Ant. Dug.), *Alaurina composita* (Metschn.), *Microstomum lineare* (Müll.), *Macrostomum*-Arten, *Prorhynchus stagnalis* (M. Schultze), *Dalyellia cuspidata* (O. Schm.), *Phaenocora unipunctata* (Örst.), *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.), *Strongylostoma radiatum* (Müll.), *Castrada*-Arten, *Mesostoma lingua* (Abildg.) u. a. *Mesostoma*-Arten, *Bothromesostoma personatum* (O. Schm.), *Gyratrix hermaphroditus* (Ehbg), *Acrorhynchus caledonicus* (Clap.), *Polycystis nägelii* (Köll.) u. a.

[1] Die letztere Erscheinung hauptsächlich nur von ihrer *mechanischen* Seite betrachtet!

Hinsichtlich der Nomenklatur und der systematischen Einteilung bin ich den Darstellungen Böhmig's und v. Graff's in »Süsswasserfauna Deutschlands» (1909) und »Das Tierreich» (1913) gefolgt.

Auf Grund meiner Resultate hinsichtlich der Exkretionsprozesse bei den Turbellarien — besonders der Physiologie des Wassergefässsystems — erwies es sich als wünschenswert die Untersuchungen auf diesem Gebiet auch auf andere Formen mit einem Wassergefässsystem auszudehnen. Hierbei wurden einige leicht erhältliche Vertreter der Trematoden, Cestoden, Nemertinen und Rotatorien angewandt (vgl. Teil II).

Das Untersuchungsmaterial stammt, wie ersichtlich, sowohl aus unsrer lacustrinen wie aus unsrer marinen Fauna. Der Reichtum an Süsswasserturbellarien in der Umgebung von Lund und ganz besonders von Stockholm — die letztere dürfte überhaupt hinsichtlich dieser Tiere zu den reichsten in Schweden gehören — hat mir die Materialanschaffungen sehr erleichtert.

Während dreier Sommer habe ich Gelegenheit gehabt an der zoologischen Station Kristineberg in Bohuslän unsere marinen Turbellarien zu studieren.

Für die materiellen Unterstützungen, die ich von der Königl. Physiographischen Gesellschaft zu Lund und der Königl. Schwedischen Akademie der Wissenschaften zu Stockholm erhalten habe, spreche ich meinen ehrerbietigen Dank aus.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen wurden im Jahre 1917 am zoologischen Institut zu Lund begonnen und während der zwei folgenden Jahre daselbst fortgesetzt. Es ist mir ein Vergnügen meinen Lehrern, den Herren Professoren Dr. Hans Wallengren und Dr. Oskar Carlgren, meinen ergebensten Dank auszusprechen für das liebenswürdige, ermunternde Interesse und die Unterstützungen jeder Art, welcher ich mich während dieser Zeit, ebenso wie auch immer später, ihrerseits erfreuen konnte.

Leider war es mir aus materiellen Ursachen nicht möglich meine Arbeiten in Lund zu vollenden. Ich hatte jedoch das Glück mich während zweier Jahre in Stockholm aufzuhalten und an der dortigen Hochschule meine abgebrochenen Untersuchungen fortsetzen zu können. Dem Vorstand des zoologischen Institut der Hochschule, Herrn Professor Dr. Nils Holmgren, bin ich zu grossem Dank verpflichtet für die Bereitwilligkeit und die liebenswürdige Gefälligkeit, womit er einen Arbeitsplatz zu meiner Disposition stellte und auch sonst meine Arbeiten erleichterte.

Inhalt.

Seite

Vorwort ... 3

ERSTER TEIL.

Die Verdauung.

I. **Kurzer geschichtlicher Überblick. Allgemeine Fragen** ... 9

II. **Untersuchungsmetoden** ... 12

III. **Die Verdauung bei den Tricladen** ... 14

A. Der allgemeine Bau des Darmkanals ... 14

B. Die Nahrungsaufnahme und die Verrichtungen des Pharynx ... 17

C. Welchen Veränderungen wird die Nahrung im Darmlumen unterworfen? ... 20

D. Die Veränderungen des Darmepithels während der Nahrungsaufnahme. ... 23

E. Die intraplasmatische Verdauung ... 28

1. Die Bildung der Nahrungsvakuolen ... 29

2. Vollzieht sich die intraplasmatische Verdauung unter einer sauren oder alkalischen Reaktion? ... 31

3. Die Veränderungen der Nahrungskörper in den Vakuolen ... 33

4. Sind die vital färbbaren Bläschen Fermentträger? ... 36

5. Zusammenfassung ... 39

F. Findet eine extraplasmatische Verdauung statt? ... 40

G. Welche Bedeutung hat das Körnerkolbensekret? ... 43

H. Assimilation und Nahrungstransport ... 48

I. Die Defäkation ... 50

IV. **Die Verdauung bei den Rhabdocölen** ... 52

A. Der allgemeine Bau des Darmkanals ... 52

B. Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme ... 54

C. Drüsenzellen im Pharynx ... 56

D. Das Darmepithel ... 61

1. Drüsenzellen ... 61

2. Assimilationszellen ... 66

a. Die Amöboidzellen ... 67

b. Die Flimmerzellen ... 70

E. Die Verdauungsprozesse ... 77

1. Die *intraplasmatische* Verdauung ... 78

a. Die Veränderungen der Darmzellen während der Nahrungsaufnahme ... 78

b. Die Veränderungen der Nahrungskörper im Plasma ... 80

c. Worauf beruht die intraplasmatische Verdauung? ... 82

2. Die *extraplasmatische* (extrazelluläre) Verdauung ... 85

3. Kommt eine gemischte intra- und extraplasmatische Verdauung bei den Rhabdocölen vor? ... 89

V. **Zusammenfassung und allgemeine Schlussfolgerungen** ... 94

ZWEITER TEIL.

Die Exkretion.

Seite

I. **Geschichtlicher Überblick** 103

II. **Untersuchungsmetoden** 105

III. **Spezieller Teil** 109

A. Die Exkretion bei den *Tricladen* 109

1. Die vitale Färbung und ihre Beziehungen zu den dissimilatorischen Prozessen ... 109
2. Farbenexkretion 117
3. Die Farbentransport zum Darme 125
4. Farbenexkretion und normale Exkretion 126

B. Die Exkretion bei den *Rhabdocölen* 129

1. *Stenostomum leucops* (Ant. Dug.) 129
2. *Mesostoma lingua* (Abildg.) 134
3. *Gyratrix hermaphroditus* (Ehbg) 140
4. *Acrorhynchus caledonicus* (Clap.), *Polycystis nägelii* Köll., *Phonorhynchus helgolandicus* (Metschn.) 150
5. Verschiedene Beobachtungen über die Exkretion bei den Rhabdocölen 158

C. Allgemeine Zusammenfassung 161

D. Schlusswort 163

IV. **Allgemeiner Teil** 166

A. Vergleichende Übersicht über den nicht-emunktoriellen Exkretionsmechanismus 166

B. Über das Wassergefässsystem als Exkretionsorgan 172

1. Das Verhältnis des Wassergefässsystems zu den Vitalfarbstoffen 173
   a. Turbellarien 173
   b. Trematoden 175
   c. Cestoden 177
   d. Nemertinen 180
   e. Rotatorien 181
   f. Zusammenfassung 182
2. Welche Rolle spielt das Wassergefässsystem bei der normalen Exkretion? 183
   a. Turbellarien 183
   b. Trematoden 186
   c. Cestoden 188
   d. Nemertinen 190
   e. Rotatorien 191
   f. Zusammenfassung 192
3. Vergleich mit dem Solenocytnephridium. Willem's Theorie 193
4. Über die Funktionen des Wassergefässsystems. Versuch einer Deutung 195

Nachtrag 205

Litteraturverzeichnis 207

Tafelerklärung 211

ERSTER TEIL

DIE VERDAUUNG

I. Kurzer geschichtlicher Überblick. Allgemeine Fragen.

Unsere Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei den Turbellarien geht bis auf Metschnikoff's (1866) ältere Untersuchungen zurück. Metschnikoff bestätigte die Beobachtungen Claparède's (1863), dass den *Convoluta*-Arten ein gesonderter Darm fehlt. Er fand, dass bei diesen Turbellarien »von gesonderten Verdauungsorganen nicht die Rede sein kann, indem bei ihnen die Nahrung aus dem Munde direkt in das Centralparenchym des Körpers übergeht, worin sie sich so weit verändert, dass nur feste Chitintheile von ihr übrig bleiben». Metschnikoff (1878) versuchte späterhin festzustellen, ob diese Art der Verdauung eine weitere Verbreitung unter den Turbellarien hat. Es erwies sich indessen, »dass es auch unter den mit einem ganz gesonderten Darmkanal versehenen Turbellarien solche gibt, welche als wahre »Parenchymatiker» ihre Nahrung aufnehmen und verdauen». Er untersuchte hierbei teils Rhabdocölen (*Mesostoma Ehrenbergii* und eine *M. productum* nahestende Art, sowie *Microstomum lineare*) teils Tricladen (*Planaria lactea* und *P. polychroa*). Beachtenswert ist die Beobachtung Metschnikoff's, dass *Microstomum* (= *Microstoma*) *lineare* sich völlig abweichend verhalten sollte. Bei dieser Art sollen die Darmzellen die Fähigkeit feste Nahrung aufzunehmen vollkommen verloren haben. — In einer späteren Arbeit (1901) beschreibt er ausführlicher die Nahrungsaufnahme der Darmzellen bei den Planarien.

Später sind nur einige wenige Untersuchungen auf diesem interessanten Gebiet gemacht worden.

C. Saint Hilaire (1910) hat *Dendrocoelum lacteum* in einer sehr ausführlichen Studie behandelt, ist aber hierbei bloss auf die intrazellularen Prozesse in den digerierenden Darmzellen eingegangen. Die Tiere wurden mit Blut gefüttert und die Darmzellen wurden zu verschiedenen Zeiten unter Zusatz eines Vitalfarbstoffes, z. B. Neutralrot oder Methylenblau, untersucht.

Ein Jahr nach der Arbeit St. Hilaire's veröffentlichte Arnold (1911) eine Untersuchung, die gleichfalls die Verdauung bei *Dendrocoelum* behandelte. Er wandte jedoch nicht vitale Untersuchungsmetoden an, sondern verfolgte die Verdauungsprozesse an Schnittpräparaten. Nachdem die Tiere 14 Tage gehungert hatten, wurden sie mit Blut gefüttert und in einer starken Flemming-Lösung in gewissen Zeitabständen fixiert.

Schliesslich hat Löhner (1916) seine Aufmerksamkeit auf die Verdauung der roten Blutkörper gerichtet. Auch in diesem Fall diente *Dendrocoelum lacteum* als Untersuchungsobjekt. Löhner studierte besonders die Reaktionsverhältnisse im Darm und benutzte hierbei Kongorot in Milch gelöst, womit die Tiere gefüttert wurden. Ausserdem gelangte alizarinsulfosaures Na in Pferdeleukocytsuspension auf 0,85 % NaCl-Lösung zur Anwendung. Zum Messen der H-Jonen-Konzentration verwendete er Lakmus in einer Leukocytsuspension.

Wenn man die Resultate vergleicht, zu denen diese Forscher gekommen sind, so stösst man zum Teil auf Widersprüche. Gewisse Fragen von allgemeinerem Interesse sind bloss äusserst knapp oder überhaupt nicht behandelt.

Laut Metschnikoff und St. Hilaire findet bei *Dendrocoelum* eine intrazellulare, laut Arnold und Löhner ausserdem noch eine extrazellulare Verdauung statt.

Was nun die Reaktion im Darm anbetrifft, so ist dieselbe nach Metschnikoff neutral oder schwach sauer, nach St. Hilaire tritt dieselbe weniger deutlich hervor, ist jedoch auf keinen Fall sauer. Arnold ist der Ansicht, dass die Darmvakuolen eine saure Reaktion zeigen, während nach Löhner die Verdauung unter zwei Reaktionsphasen verläuft: während der extrazellularen Verdauungsphase (»Vorverdauung») herrscht eine alkalische Reaktion, während der intrazellularen Phase dagegen eine saure. Die anfänglich alkalische Reaktion schlägt somit nachher in eine saure um.

Die Frage, welche Rolle eventuell vorkommende Enzyme bei der Verdauung spielen und wo solche Verdauungsenzyme gebildet werden könnten, ist gleichfalls unklar. Nach St. Hilaire findet sich möglicherweise ein tryptisches Ferment in den Nahrungsvakuolen der Darmzellen; es ist möglich, dass diese auch ein fettspaltendes Enzym besitzen. Arnold verlegt die Fettspaltung in das Darmlumen. Das lipolytische Ferment soll in den Drüsenzellen (»Körnerkolben») des Darmepithels erzeugt und durch einen typischen Sekretionsprozess abgesondert werden. Löhner nimmt an, dass die »Speicheldrüsen» im Pharynx ein tryptisches Ferment absondern. Auch v. Graff (1899, S. 110) nimmt, auf Grund von Beobachtungen von Kennel und Lehnert an, dass das Pharyngealdrüsensekret bei den Landtricladen eine stark verdauende Fähigkeit besitzt und dass der Darm nur als Resorptionsorgan dient. Nach der Ansicht Lang's (1884) trifft dies auch für die Polycladen zu. Wilhelmi (1909) dagegen spricht dem Pharyngealdrüsensekret der Tricladen jede verdauende Fähigkeit ab.

Betreffs des Überganges der Assimilate von Darm ins Parenchym und deren weitere Verteilung hier gibt es keine sicheren Beobachtungen. Arnold scheint anzunehmen, dass Amöbocyten hierbei eine gewisse Rolle spielen. Dies wird jedoch von Stoppenbrink (1905) verneint.

Es schien mir vor allem von grossem allgemeinem Interesse zu sein festzustellen, in welchem Umfange der »intrazellulare» Verdauungstypus unter den Turbellarien verbreitet ist. Metschnikoff's Beobachtungen an *Microstomum* scheinen darauf hinzudeuten, dass hier eine andere Art von Verdauung vorliegt: die extra-

zellulare. In solch einem Falle könnte man erwarten, dass dieser Typus nicht auf *Microstomum* beschränkt sei sondern wohl auch für einen Teil der *Microstomum* nahestehenden Arten gelten dürfte. Es schien übrigens nicht völlig klar zu sein, ob die Verdauung hier ausschliesslich extrazellular ist. Wenn *Microstomum* und diesem nahe verwandte Arten von echten »Parenchymatikern» (Metschnikoff) abstammen, so könnte man erwarten, wenigstens einige Andeutungen einer amöboiden Nahrungsaufnahme der Darmzellen zu finden. Diese Möglichkeit erschien um so wahrscheinlicher, als Ott (1892) bei *Stenostomum leucops* gesehen oder zu sehen geglaubt hat, dass die Flimmerhaare der Darmzellen eigentlich den Charakter sehr langer und schmaler Pseudopodien haben, die in die Zellen eingezogen werden können. Graber (1879) sagt sogar, dass er amöboide Bewegungen der Darmzellen bei *Stenostomum* gesehen habe. v. Graff (1907, S. 2136) hält deshalb die Ansicht Metschnikoff's für falsch.

Eine Untersuchung der Verdauung auch bei anderen Rhabdocölen erschien mir auch aus dem Grunde wünschenswert, weil man bei den wenigen nahrungsphysiologischen Studien sich viel zu sehr auf die Tricladen beschränkt hat und den Rhabdocölen, abgesehen von den Arbeiten Metschnikoff's, nicht die Aufmerksamkeit gewidmet hat, die sie ohne Zweifel verdienen.

Leider hatte ich keine Gelegenheit den Verdauungsprozess bei den Acölen und Polycladen zu untersuchen.

Was die ersteren anbetrifft, so haben wir Angaben von v. Graff u. a., die die Verdauung der Acölen als rein intraplasmatischer Natur darstellen, ein Umstand, der übrigens direkt aus ihrem Körperbau hervorgeht. Auf welche Weise die oft gut geschützten Beutetiere (kleine Crustacéen u. s. w.) für die Verdauung zugänglich gemacht werden, wissen wir nicht. Besonders interessant wäre es aufzuklären, was für eine Rolle die sogenannten »Fresszellen» in dem Verdauungsprozess spielen. Sie sind bei den primitiveren Formen beschrieben, während sie bei Acölen mit stärkerer Konzentration des verdauenden Syncytiums fehlen.

Auch über die Verdauung der Polycladen wissen wir nur wenig. Nach Lang (1884) verschmelzen die Darmzellen gerne miteinander zu Syncytien, die auch das Darmlumen durchsetzen. — Die Polycladen eignen sich jedoch kaum für experimentelle Studien dieser Art, da man sie nicht dazu veranlassen kann in der Gefangenschaft Nahrung zu sich zu nehmen. Mir wenigstens ist es nie gelungen *Prostheceraeus vittatus* im Aquarium zu ernähren. Sogar Lang, der wohl am eingehendsten von allen Forschern die Biologie der Polycladen studiert hat, hat bloss einige wenige Male gesehen, dass dieselben kleine Anneliden u. s. w. angriffen.

II. Untersuchungsmetoden.

Ich habe es so viel wie möglich versucht meine Studien an lebenden Tieren zu machen, denn ich glaube nicht, dass man mit Schnittmetoden allein, wie z. B. Arnold sie anwandte, zu sicheren Resultaten kommen kann. Zu besonderen Zwecken dagegen, wie z. B. zur Untersuchung des Baues des Darmepithels oder verschiedener Drüsenzellen im Darm und Pharynx habe ich Schnittpräparate verwendet.

Fütterungsversuche habe ich mit verschiedenen Stoffen gemacht: Blut, Stücken von Würmern, Krebsmuskeln, Eigelb, Mehlwurmfett, Butterfett u. s. w. Die Nahrungssubstanzen habe ich oft mit Stärke oder Farbstoffen gemischt: Karmin, Kongorot, Alizarin und Lakmus. Das Fett ist oft mit Sudan III oder Scharlach R. gefärbt worden, wodurch die Untersuchung der Fettverdauung in hohem Grade erleichtert wurde.

Proben auf eventuell vorkommende Enzymen sind makrochemisch angestellt worden. Hierzu eignen sich jedoch nur die grösseren Turbellarien (Tricladen, Polycladen); ein reiner Darmextrakt lässt sich aber auch von diesen leider nicht herstellen.

Bei vielen Gelegenheiten ergab es sich, dass Vitalfärbungen, besonders mit Neutralrot, gute Dienste leisten können. Hierbei sind die Tiere in ganz schwach mit Neutralrot getöntem Wasser gefärbt worden (ein kleines Tröpfchen — ungefähr 1 kbmm. — 1 % Neutralrotlösung auf 20 bis 30 kbcm. Wasser).

Da meine Schlussfolgerungen oft auf die mit Hilfe von vitalen Färbungsmetoden erzielten Resultaten fussen, dürfte es am Platz sein mit einigen Worten meine Auffassung über das vitale Färbungsbild klarzulegen. Es kann sich hier natürlich nicht darum handeln das ganze grosse, so heiss umstrittene Vitalfärbungsproblem aufzurollen, welches übrigens in Höber's (1914) und v. Möllendorff's (1920) zusammenfassenden Arbeiten auf eine ausgezeichnete Art behandelt ist (Vgl. auch Fischel 1910.).

Wie bekannt, geben saure Farbstoffe (Trypan- und Pyrrolblau, Sudan u. a.) gewöhnlich keine deutlichen vitalen Färbungsbilder oder färben nur diffus. Gewisse Zellen — besonders Nierenzellen (in den Hauptstücken; v. Möllendorff 1915) haben jedoch die Fähigkeit diese Farbstoffe (z. B. Trypanblau) als Granula zu

speichern. v. Möllendorff (1918 a) fand, dass solche Zellen — in welchen saure Farbstoffe granulär gespeichert waren — basische Farbstoffe in den präexistenten sauren Farbgranula speichern, ebenso wie in den normalen Plasmagranula. Er zieht hieraus den Schluss, dass die Fähigkeit der letzteren basische Farbstoffe zu speichern auf ihrer *sauren* Beschaffenheit und nicht auf einer besonderen aktiven oder überhaupt vitalen Tätigkeit beruht. Wahrscheinlich sind die Plasmagranula Tröpfchen einer wässrigen Lösung von kolloid gelösten, *sauren* Stoffen (Eiweiss, Kohlehydraten, vielleicht auch Fettsäuren). (v. Möllendorff 1918 b). »Die Färbung der Granula ist bewirkt durch eine Reaktion des basischen Farbstoffes mit der in den Granulis vorhandenen kolloidalen Säure» (Salzbildung oder kolloidchemische Fällung?).

Nirenstein ist bei seinen letzten Untersuchungen (1920) zu dem Resultat gekommen, dass es keine scharfe Grenze zwischen den die Granula färbenden basischen und den diffus färbenden sauren Farbstoffen gibt. Er konnte nach der Grösse der Differenz zwischen der Färbbarkeit der Granula und der Färbbarkeit des Zellkörpers eine kontinuierliche Reihe von Vitalfarben aufstellen, welche mit den eigentlichen Granulafarbstoffen (z. B. Neutralrot) beginnt und mit den diffus färbenden Stoffen vom Typus des Sudan endet. Ein Modell für die Eigenschaft des Zellplasmas, sich mit basischen und sauren Farbstoffen vital zu färben, fand Nirenstein in einer Diamylamin-Ölsäuremischung. Der erste (basische) Bestandteil nimmt die sauren, der zweite (sauere) die basischen Vitalfarbstoffe auf. Die stärkere vitale Färbbarkeit der basischen Farbstoffe beruht darauf, dass die Plasmagranula hauptsächlich aus *sauren* Lipoiden mit besonderer Farbenspeicherungsfähigkeit bestehen. Aus einem Vergleich zwischen den vitalen Färbungserscheinungen bei *Paramœcium* und den mit der Diamylamin-Ölsäuremischung erhaltenen Versuchsresultaten formuliert Nirenstein schliesslich eine für jede Vitalfärbung geltende »modifizierte Lipoidtheorie»: »Der lebende Zellkörper verhält sich Farbstoffen gegenüber genau so, als ob er ein lipoides Lösungsmittel wäre, das einen gewissen Betrag Fettsäure und fettlöslicher organischer Base gelöst enthält» (S. 303).

Ich gehe auf die verschiedene Meinung der beiden referierten Forscher von der Art der Granulasäure (s. oben) nicht ein. In diesem Zusammenhang interessiert uns vor allem ihre übereinstimmende Ansicht, dass die mit basischen Vitalfarbstoffen darzustellenden Plasmaeinschlüsse *saurer* Natur sein müssen.

Meine Erfahrungen mit basischen Vitalfarbstoffen lassen sich vollständig unter diesen von v. Möllendorff und Nirenstein aufgestellten teoretischen Gesichtspunkt einordnen. Besonders bin ich mit Nirenstein der Ansicht, dass die Fähigkeit gewisser Plasmagranulationen, Vakuolen u. s. w. solche basische Vitalfarbstoffe aufzuspeichern darauf beruhen muss, dass jene saure lipoidartige Stoffe enthalten.

Wir werden im folgenden bei jedem speziellen Falle zu untersuchen haben, ob die mit Vitalfarbstoffen erhaltenen Ergebnisse auch weitere Schlussfolgerungen veranlassen können.

III. Die Verdauung bei den Tricladen.

A. **Der allgemeine Bau des Darmkanals.**

Im Allgemeinen stimmen alle Tricladen, Wasserformen sowohl als auch die *Terricola,* in den Hauptzügen des Baues des Verdauungsapparates überein.

Hier soll bloss in Kürze an dasjenige aus der Morphologie und Histologie des Verdauungsapparates erinnert werden, was für die nachstehenden Ausführungen nötig ist.

Der Pharynx ist gewöhnlich lang, zylindrisch, mitunter kragenförmig (einige Landtricladen). Während er in der Ruhelage in einer mehr oder weniger geräumigen Pharyngealtasche liegt, so wird er, wie bekannt, in Tätigkeit durch die Mundöffnung gegen das Beuteobjekt vorgestreckt. Die Pharyngealtasche ist somit bloss ein Aufbewahrungsraum für den Pharynx, die Mundöffnung eine Durchgangspforte für denselben. Eine eigentliche verdauungsphysiologische Rolle spielen sie nicht. Die an der Mundkante mündenden Drüsenzellen sind von derselben Art wie die im übrigen Integument; im Allgemeinen scheinen Drüsenzellen der Pharyngealtasche zu fehlen.

Wir finden dagegen im Pharynx kräftige Drüsenbündel. Die Pharyngealdrüsenzellen liegen gewöhnlich nicht in dem Pharynx selbst, sondern — genau so wie bei den crossocölen und cyclocölen Allöocölen — in einem weiten Kranz um seine Insertionsstelle oder in der Umgebung der Pharyngealtasche. Von hier aus führen lange Ausführungsgänge, welche den Pharynx in seiner Längsrichtung durchziehen und an seinem freiem Rande — dem Pharynxmund — münden. Die Drüsengänge bilden im Querschnitt durch den Pharynx einen ziemlich breiten Ring, ungefähr in der Mitte zwischen der inneren und äusseren Wand. Dieser Ring wird jedoch durch eine Nervenschicht in eine innere und äussere Zone geteilt. Diejenigen Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge der äusseren Zone angehören, produzieren überwiegend cyanophiles, die Drüsenzellen der inneren Zone dagegen erythrophiles Sekret; diese beiden Sekrete werden auf den Pharynxlippen miteinander vermengt. In das Pharynxlumen münden in der Regel keine Sekretgänge ein. Bei einigen *Procerodes-* und *Planaria*arten finden wir jedoch auch eine kleinere Anzahl solcher cyanophiler Lumendrüsen (vergl. v. Graff in Bronn 1913, S. 2802). Auch an der Aussenseite des Pharynx können spärliche cyanophile oder erythrophile Drüsenbündel ausmünden.

Der Pharynx steht gewöhnlich mit dem dreiteiligen Darm in direkter Verbindung; bei einigen Formen gibt es jedoch ein Mittelstück — »Darmwurzel» (v. Graff) — dessen höheres Epithel einen gleichmässigen Übergang zu dem typischen Darmepithel bildet.

Die drei Darmzweige — der unpaarige vordere Hauptdarm und die beiden hinteren Hauptdärme — mit ihren Divertikeln haben eine durchaus gleichartige Bauart. Eine besondere Darmmuskulatur ist bloss bei einer geringen Anzahl von Formen mit Sicherheit festgestellt worden. Gewöhnlich scheint das Darmepithel direkt an das Parenchym zu grenzen, welches in der Umgebung des Darmes »eine besondere bindegewebige Hülle von oft membranartiger Beschaffenheit» bildet (Böhmig 1906, S. 408).

Das Darmepithel besteht aus zwei Arten von Zellen;

1. Amöboide Zellen,
2. Körnerkolben (Minot).

Diese beiden Zellentypen sind so oft beschrieben worden, dass in Bezug auf ihre Bauart wohl kaum noch etwas hinzuzufügen ist. St. Hilaire hat die lebenden Darmzellen bei *Dendrocoelum lacteum* besonders sorgfältig untersucht. Arnold und andere haben sie an Schnittpräparaten studiert. Die unten gegebene Beschreibung dieser Zellentypen ist somit in den Hauptsachen bloss eine Zusammenfassung von bereits bekannten Tatsachen, dürfte aber zum Verständnis der physiologischen Prozesse am Platze sein.

Zu 1. Die amöboiden Zellen (Textfig. 1 *a—b*, *d—i*) bilden das eigentliche assimilierende Darmepithel. Ihre Grösse und ihr Inhalt wechselt ausserordentlich je nach dem Ernährungszustande (vgl. Tab. I, S. 22). Bei Tieren, die längere Zeit gehungert haben (z. B. einen Monat) ist das Plasma stark vakuolisiert, enthält aber keine Fetttropfen, Eiweisskörner u. s. w.; die Vakuolen sind oft sehr gross und enthalten ein rundes Konkrement oder Kristallaggregat von verschiedenem Aussehen (vergl. St. Hilaire T. 8, Fig. 6). Bei gutem Ernährungszustande sind sie wiederum derartig mit Blasen, Tropfen und Körnern gefüllt, dass das Plasma ganz verdrängt zu sein scheint. Es ist dann oft äusserst schwer die normalen Zellenbestandteile von den von aussen aufgenommenen Nahrungskörpern zu unterscheiden. Einen sichereren Einblick erhält man, wie St. Hilaire hervorhebt, wenn man die Darmzellen bei hungernden Tieren untersucht, besonders unter gleichzeitiger Anwendung von Vitalfarbstoffen (am besten Neutralrot).

St. Hilaire unterscheidet folgende Plasmaelemente:

»1. Mikrosomen, allerkleinste körnchenförmige Elemente.
2. Flüssigkeiterfüllte schwach — oder nicht färbbare Bläschen.
3. Vitalfärbbare Bläschen.
4. Nahrungsvakuolen.
5. Bläschen mit kristallinischen Einschlüssen, gewöhnlich nicht färbbar.
6. Kleine Fettkörnchen.
7. Grosse fettähnliche Körnchen.
8. Feste Eiweisskörnchen.»

Nach St. Hilaire sind einige von diesen Elementen konstant, andere dagegen umwandlungsfähig. So gehen die Mikrosomen (1) und die kleinsten Bläschen (2) in andere Elemente über; die letzteren wachsen an und gehen in grössere, vital färbbare Blasen (3) über. Die Nahrungsvakuolen (4) sind zufälliger Natur. »Die

Fig. 1.

Dendrocoelum lacteum. — *a, b:* Amöboide Darmzellen eines Hungertiers. — c_1-c_4: Körnerkolbenzellen; c_1 sekretgefüllte Zelle, c_2-c_4 sekretarme Zellen; in c_2 sind mehrere Sekrettropfen zu einem grösseren Klumpen zusammengeschmolzen, in c_3 grössere und kleinere (neugebildete) Sekrettropfen, in c_4 nur die letzteren (erneute Sekretionsthätigkeit). — *d—e:* Amöboide Darmzellen bei der Verdauung; *d* mit einem sekretähnlichen Vakuoleneinschluss. — *e—g:* Nach Fütterung mit Garnelenmuskeln u. Karmin; *f* u. *g* mit Neutralrot gefärbt (zwischen *e* und *g* liegt ein Zeitabstand von c:a drei Tagen); K Karmin, M Muskelfaser, Vak_{1-4} verschiedene Stufen in der Entwicklung der Vakuolen; Vak_2 aus mehreren, fast verschmolzenen Tropfen (Vak_1) gebildet, mit beginnender Rotverfärbung, Vak_3 stark rot, Vak_4 entfärbt, wasserhell. — *h—m:* Nach Fütterung mit Mehlwurmfett (in *h* mit Karmin gemischt); *j* eine Divertikelspitze stärker vergrössert, *k—m* Darmdivertikel in verschiedenem Ernährungszustand (zwischen *k* u. *m* liegt ein Zeitabstand von ca. drei Monaten). — *n*: Fettansatz im Parenchym, drei Tage nach Fütterung mit Mehlwurmfett; zwei Darmdivertikelspitzen sichtbar.

übrigen Elemente besitzen dagegen zweifellos eine selbständige und bestimmte Bedeutung.» Ich kann die Ansicht St. Hilaire's über die Selbständigkeit und Bedeutung gewisser Elemente nicht völlig teilen und werde auf eine kritische Untersuchung derselben später zurückkommen. Im Allgemeinen kann man jedoch diese

Plasmaelemente ohne grössere Schwierigkeiten wiederfinden. St. Hilaire's Einteilung gibt auch eine gute Vorstellung über die Mannigfaltigkeit der Einschlüsse, welche die Darmzellen charakterisieren. — Die Kerne in den Amöboidzellen sind gross (6—7 μ), blasenförmig, rund bis etwas oval und mit grossen Nukleolen versehen. Sie liegen gewöhnlich in dem basalen Teil der Zellen: doch findet man verhältnismässig oft, dass sie in die zentralen Teile höher gerückt sind. Einen Zusammenhang zwischen der Lage der Kerne und dem Ernährungszustand der Zellen habe ich nicht finden können.

Zu 2. Die Körnerkolbenzellen (Textfig. 1 c_1—c_4) haben eine konstantere Grösse und messen meistens ca. 20—26 μ im Durchmesser (lebende, isolierte Zellen)[1]. Sie erweisen sich im Schnitt als kurze, keulenförmige, mitunter etwas ausgezogene, distinkte Zellen, die jedoch selten das Darmlumen erreichen, sondern gewöhnlich völlig eingekeilt zwischen den übrigen Darmzellen liegen. Sie finden sich in wechselnder Anzahl überall im Darmepithel. Sehr oft sind sie in der Gegend der Einmündung des Pharynx in den Darm (Darmmund) besonders angehäuft. In dem basalen, sich stark verschmälernden Teile jeder Körnerkolbenzelle liegt ein ovaler Kern, der gewöhnlich etwas kleiner (5—5 1/2 μ) ist als der der Amöboidzellen. Er färbt sich auch mit Kernfarbstoffen (besonders Eisenhämatoxylin) bedeutend intensiver. Er ist von einem feinkörnigen Plasma umgeben, das sich mit Hämatoxylin so intensiv färbt, dass der Kern dadurch oft weniger deutlich hervortritt. Der distale, kolbenförmig erweiterte Teil der Zelle ist gewöhnlich mit einer Menge Tropfen (»Körner«) angefüllt, die von einer geringen Quantität Plasma umgeben sind. Diese Tropfen (< 7 μ, gewöhnlich 3—5 μ) sind stark chromophil, sie färben sich intensiv mit Säurefuchsin bezw. Eosin und Eisenhämatoxylin. Oft findet man anstatt der Tropfen Hohlräume.

B. Die Nahrungsaufnahme und die Verrichtungen des Pharynx.

Die Art und Weise, auf welche die Planarien sich ihrer Beute bemächtigen und sie aussaugen, ist so oft beobachtet und beschrieben worden (am ausführlichsten von Pearl 1903), dass ein näheres Eingehen darauf wohl überflüssig sein dürfte. Vom verdauungsphysiologischen Gesichtspunkte aus interessiert uns eigentlich nur der Umstand, dass die Nahrung, die in den Darm gelangt, sich bereits in ziemlich fein zerteiltem Zustande befindet. Ganze Beuteobjekte, wie kleine Crustaceen u. s. w., die man oft im Darm gewisser Rhabdocölen antrifft, findet man nie im Darm der Süsswassertricladen. Dagegen enthält dieser oft schmarotzende Organismen, besonders Gregarinen, aber auch andere Protozoen, mitunter auch Nematoden, welch letztere auch im Parenchym und in den Geschlechtsorganen vorkommen können (vergl. v. Graff 1917, S. 3351—56). Auch für die marinen Formen scheint es ohne Ausnahme

[1] Alle in diesem Teil vorkommenden Massangaben gelten, wo nichts anders angegeben wird für *lebende, isolierte Zellen.*

zu gelten, dass sie ihre Beute aussaugen und nicht im ganzen verschlucken (vergl. Wilhelmi 1909 a, b) und auch das Wenige, was wir von den Ernährungsverhältnissen der Landplanarien wissen, deutet auf dasselbe hin (vergl. v. Graff l. c., S. 3348). Von dieser Ernährungsweise ist der Schritt zum reinen Parasitismus über Gelegenheitsparasitismus oder Kommensalismus nicht weit; wie bekannt hat man auch unter den Tricladen einige mehr oder weniger parasitische Formen gefunden.

Nun kann man fragen: wenn die Planarien immer ihre Beute aussaugen, wie ist dieses bei solchen Beuteobjekten möglich, die scheinbar durch eine dicke Cuticula, Chitinschale u. ähnl. gut geschützt sind? Man könnte sich denken, dass nur solche Exemplare den Planarien zum Opfer fielen, die vorher auf irgend eine Weise verletzt worden waren. Es dürfte auch sicher sein, dass solche Tiere zu allererst angegriffen werden. Man kann eine Sammlung Planarien recht lange zusammen mit lebenden kleinen Würmern, *Asellus* u. s. w. im Wasser halten, ohne dass die letzteren den Turbellarien zum Opfer fallen. Sobald dagegen die Beutetiere irgendwie verletzt worden sind, stürzen sich jedoch die Turbellarien sofort auf dieselben. Wenn sie hungrig sind, dann greifen sie jedoch auch vollkommen unverletzte Beuteobjekte an und saugen dieselben aus, was durch folgende Versuche gezeigt werden soll.

In ein Glasgefäss mit Wasser wurden 10 St. unverletzte *Stylaria lacustris* zusammen mit zwei hungernden Exemplaren *Dendrocoelum* gesetzt. Diese stürzten sich sofort über die Würmer, die zuerst zu entkommen versuchten, bald jedoch unbeweglich (betäubt?) liegen blieben und die Beute ihrer Feinde wurden. Nach $3\,^1/_2$ Stunden waren nur noch 4 lebende Würmer übrig geblieben. Bei einem anderen Versuche wurden 5 St. ganze *Asellus* und 2 hungernde Exemplare *Dendrocoelum* zusammengebracht. Auch in diesem Falle wurden die ersteren sofort überfallen und ausgesogen. Nach $3\,^1/_2$ Stunden waren nur noch 2 Exemplare *Asellus* sowie die leeren Chitinschalen der ausgesogenen Beuteobjekte übrig geblieben.

Wilhelmi hat dasselbe bei den Seetricladen festgestellt. »Man kann aber unverletzte Anneliden tagelang in einem Becken mit *P. lobata* zusammenhalten, ohne dass ihnen etwas widerfährt» (1909 a, S. 81).

Untersucht man ein *Dendrocoelum* unmittelbar nach solch einer Fütterung mit Würmern oder *Asellus*, so wird man finden, dass sein Darm mit einer halbflüssigen Nahrungsmasse angefüllt ist, die bloss wenig feste Bestandteile enthält. Allerdings trifft man die schmalen Wurmborsten, die leicht durch den Pharynx gleiten, zuweilen in grösserer Menge an, nie dagegen grössere Chitinteile. Bei den Beutetieren von weicher Bauart können auch die verhältnismässig widerstandsfähigeren Partien, z. B. der Hautmuskelsack, durch den Saugakt selbst aufgelockert und in eine halbflüssige Masse verwandelt werden. Deshalb findet man auch selten Überbleibsel nach einer Fütterung mit *Stylaria*. Füttert man dagegen mit zerschnittenen Regenwürmern, so findet man, dass der in diesem Falle widerstandsfähigere Hautmuskelsack unverändert übrig gelassen wird.

Die Beobachtungen zeigen uns also, dass die Planarien sich die am wenigsten geschützten Teile ihrer Beuteobjekte aussuchen und die widerstandsfähigeren Teile übrig lassen, wenn deren Grösse sie daran hindert unverändert durch den Pharynx

zu gleiten. Dieses letztere gilt auch für den Fall, wenn die einer mechanischen Einwirkung unzugänglichen festeren Teile sehr gut auf chemischem Wege in eine halbflüssige Masse hätten verwandelt werden können. *Es gibt, mit anderen Worten, meiner Ansicht nach keinen Fall, wo man die Nahrungsaufnahme nicht auf einen reinen Saugakt zurückführen kann.*

Die Saugkraft, die der Pharynx entwickelt, muss sehr bedeutend sein. Davon kann man sich auch bei der Beobachtung der Tiere während der Nahrungsaufnahme überzeugen. Man kann oft beobachten, wie das Tier sich ein Stück vom Beuteobjekt entfernt, nachdem der Pharynx sich an dasselbe festgesogen hat. An dem auf diese Weise blossgelegten Pharynx kann man sich besonders gut davon überzeugen, mit welcher Kraft die Nahrungspartikel von der Beute losgesogen und durch peristaltisch fortschreitende Kontraktionen in den Darm transportiert werden. Der Saugakt setzt voraus, dass die Pharynxlippe besonders dicht und fest an dem Körper des Beutetieres haftet. Dieses wird offenbar durch die Menge klebrigen Drüsensekretes, das an der Pharynxlippe herausgepresst wird, erreicht (siehe oben). Es ist nicht schwer sich von der stark klebenden Eigenschaft des Pharyngealsekretes zu überzeugen. Stört man eine *Planaria* beim Aussaugen z. B. eines Wurmstückes, so geschieht es oft, dass sie bei der Flucht den am Pharynx festgeklebten Nahrungskörper mit sich zieht, auch wenn derselbe ein Gewicht hat, das sicher das eigene Gewicht des Tieres um ein vielfaches übersteigt oder die Flucht über eine lotrechte Glaswand hinauf geht.

Man nahm früher an, dass das Pharyngealsekret in der Hauptsache eine chemische Bearbeitung des Beutetieres bezweckte und es liegt auf der Hand, dass die Versuchung gross ist, demselben eine derartige Funktion zuzuschreiben. Andererseits gibt es wichtige Gründe, die gegen diese chemische Theorie sprechen. Einige derselben sind im Vorhergehenden erwähnt worden:

1. Fast alle Drüsen münden auf der Pharynxlippe, nur wenige im Pharynxlumen; das Sekret kommt somit mit den Nahrungspartikeln, die den Pharynx passieren, nicht in intimere Berührung (vergl. auch Wilhelmi 1909 b, S. 12).
2. Die Nahrungsaufnahme kann restlos durch die von der Pharyngealmuskulatur ausgeübte starke Saugwirkung erklärt werden. Chemische Lösungsstoffe würden übrigens wohl kaum genügend Zeit haben um auf die Gewebe des Beutetieres eine etwas stärkere Lösungswirkung auszuüben.

Hierzu kommt ausserdem noch, dass — wie Wilhelmi mit Nachdruck hervorgehoben hat — die cyanophilen und erythrophilen Pharynxdrüsen sich kaum anders als durch ihre Lage und Mündungsweise von den cyanophilen bezw. erythrophilen äusseren Körperdrüsen unterscheiden lassen. Nimmt man nun mit Wilhelmi an, dass die erythrophilen Zellen einen der Adhäsion dienenden Stoff produzieren, die cyanophilen dagegen ein Sekret, welches ein Zusammenkleben der Flimmerhaare verhindern und ihre Geschmeidigkeit erhöhen soll, so muss man den Pharynxdrüsen dieselbe Bedeutung beimessen.

Schliesslich habe ich noch die Einwirkung des Pharyngealsekretes auf die Nahrungsstoffe nach folgenden Metode untersucht.

Pharyngealröhren von 50 grossen Exemplaren *Dendrocoelum* wurden herauspräpariert und einige Minuten mit 3 kbcm aq. dest. + 1 Tropfen Chloroform behandelt. Nachdem sie hierdurch getötet waren, wurden sie sorgfältig mit Kiselgur zerstampft, extrahiert, darauf filtriert und das Filter nochmals mit 1 kbcm aq. dest. gespült. Das Filtrat (schwach opaleszierend) wurde auf 4 Präparatröhrchen verteilt:

A. 1). 1 kbcm Pharynxextrakt + ein kleines Stück rohes Fibrin (gefärbt mit Boraxkarmin)

2). „ „ „ + „ „ „ „ „ + einige Tropfen $^1/_{10}$ N . HCl.

3). „ „ „ + „ „ „ „ „ + einige Tropfen $^1/_{10}$ N . Na_2CO_3.

B. „ „ „ + etwas aufgelöstes neutrales Butterfett + einige Tropfen Lackmus.

Die Röhrchen standen zuerst einige Stunden in gewöhnlicher Zimmertemperatur und wurden, da sich keinerlei Veränderungen zeigten, in einen Thermostaten bei 36° gestellt. Nach 24 Stunden waren auch hier keinerlei Veränderungen eingetreten.

Ich habe dieselben Versuche mit *Polycelis nigra* gemacht, wobei 100 St. Pharyngealröhren isoliert wurden; doch auch in diesem Falle erzielte ich keinerlei Resultate. In einer Versuchsserie exstirpierte ich den Pharynx von Tieren, die eine Woche vorher gehungert hatten, in einer anderen Serie von Tieren gerade während des Saugungsaktes. Statt Fibrin wurden auch Krebsmuskeln oder kleine Stücke von zerschnittenen Würmern *(Stylaria)* verwendet.

Der Pharynxextrakt reagierte neutral (Lackmus, Kongorot, Phenolphthalein). Wurmstücke, die mit Kongorot, Alizarin oder Neutralrot gefärbt waren, erfuhren keine Farbenveränderung während des Aussaugungsaktes.

Die Versuche stützen somit den Schluss zu dem uns bereits die anatomischen und biologischen Erscheinungen geführt hatten. Man könnte diesen Schluss vielleicht so ausdrücken wie Wilhelmi: »Bezüglich der Pharynxdrüsen lässt sich somit in Summe sagen, dass sich unter ihnen keine als Speicheldrüsen zu deutende finden, dass sie vielmehr den beiden Körperdrüsenarten (morpho-, histo- und physiologisch) gleich sind.»

Etwas vorsichtiger könnte man hinzufügen, dass *das Pharyngealsekret keine proteolytischen oder lipolytischen Fermente zu enthalten scheint, wenigstens nicht in der Form, dass sie auf die Nahrungsstoffe während des oder nach dem Passieren durch die Pharyngealröhre in nennenswerter Weise einwirken können.*

C. Welchen Veränderungen wird die Nahrung im Darmlumen unterworfen?

Die Nahrungsmasse, die während des Saugaktes in den Darm kommt, ist bereits ziemlich fein zerteilt. Die Nahrungspartikel können somit direkt in die amöboiden Zellen aufgenommen werden. Durch wechselnde, nicht rhytmische, kleinere Kontraktionen werden sie vorher gleichmässiger auf die verschiedenen Darmzweige verteilt.

Ich fütterte *Dendrocoelum* mit mit Methylenblau gefärbten Würmerstücken; dadurch konnten die Verschiebungen der Nahrungsmasse im Darm durch die Präpa-

rierlupe leichter verfolgt werden. Ich fand, ebenso wie Wilhelmi (1909 b, S. 25; *Procerodes lobata*), dass die Nahrung zuerst in den vorderen Hauptdarm gelangt, der dadurch recht bedeutend aufschwellen kann; bald jedoch wird sie — bereits während des Saugaktes — in den hinteren Hauptdarm hinabgepresst. Gleichzeitig oder etwas später werden auch die sekundären Divertikel angefüllt. Die Verteilung geschieht unter Einwirkung der Kontraktionen der Körpermuskulatur. Eine eigene Darmmuskulatur dürfte bei *Dendrocoelum lacteum* nicht vorkommen (vergl.

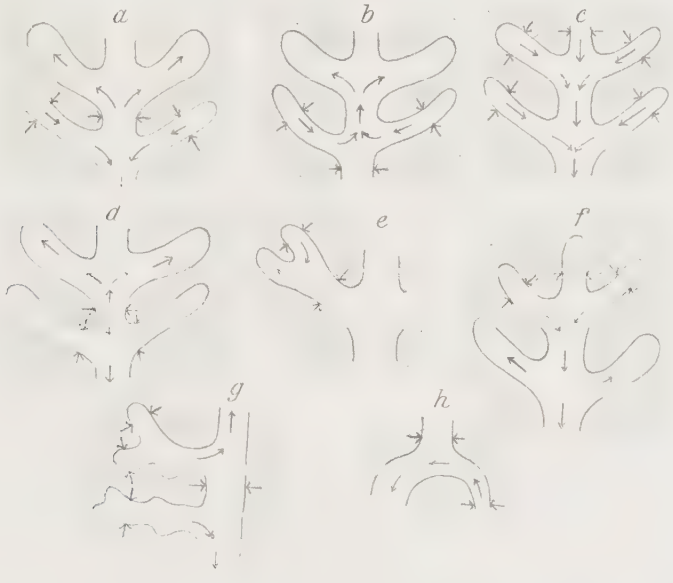


Fig. 2.

Druckverschiebungen der Nahrungsmassen im Darm von *Dendrocoelum lacteum* (Unter der Präparier-Lupe gezeichnet). — *a—f* von dem Vorderdarm, *g* von dem linken Hinterdarm, *h* von der Verzweigungsstelle der drei Tricladendärme. — Die im Darm eingetragenen Pfeile geben die Richtungen an, in welche die Nahrungsmassen verschoben wurden; die Pfeile um den Darm markieren, auf welche äusseren, auf dem Darm gleichzeitig ausgeübten Druckwirkungen der Körpermuskulatur die Verschiebungen zurückgeführt werden können.

S. 15). Die beigefügten schematischen Zeichnungen geben eine Vorstellung davon, auf welch verschiedene Art die Nahrungsmassen gepresst werden können. Es ist klar, dass diese schwachen, nicht immer so deutlichen Kontraktionen eher eine gleichmässige Verteilung der Nahrungsmasse auf die vielen Darmzweige als ein Zerkneten der grösseren Nahrungspartikel bezwecken.

Man könnte auch daran denken, dass einer chemische Bearbeitung der Nahrung im Darmlumen vor sich gehe. Um uns jedoch hierüber bestimmter äussern zu können, müssen wir vorher das Verhalten des Darmepithels während der Verdauung näher kennen lernen.

TAB. I. **Werte des Diameters von Darmzellen bei gefütterten Tieren.**

(Von einem und demselben Exemplar wurden kleine Stücke in den angegebenen Zeitabständen abgeschnitten und durch vorsichtigen Deckglasdruck im Wasser gequetscht, um die Darmzellen zu isolieren.)

M = Mittelwert der Messungen von 10 Zellen, die im Gesichtsfeld lagen. Die Extremwerte dieser Messungen in der Kolumne links davon angegeben. Massangaben in μ.

	Amöboide Darmzellen										Körnerkolben			
Zeit	Ex. I		Ex. II		Ex. III		Ex. IV		Ex. V		Ex. VI		Ex. VII	
		M.		M.		M.		M.		M.		M.		M.
Vor d. Fütterung	17,7—31,2	25,1	15,6—28,1	24,5	15,6—29,6	23,9	23,4—30,6	27,8	21,6—28,8	25,9	19,8—24,5	21,8	23,4—28,8	25,9
Nach 15 Min	28,1—39	33,1	25—35,9	30										
» 30 »			23—34,3	29,1	25—32,8	29								
» 45 »	25—40,6	34,2												
» 1 St.			25—31,2	29,3			28—40,6	33	28—46,7	36	20,1—26,8	24	21,8—29,6	26,2
» 1½ »	25—43,7	33,2												
» 4 »							27,8—46,8	36	25—48,4	33	15,6—25	21,8	22,4—27,8	25
» 5 »			18,7—46,8	32,7										
» 10 »	31,2—45,2	35,9					25—46,8	32,2	28,1—40,6	33,3	20,2—28,6	23,2	20,2—28,6	23,2
» 20 »			26,5—46,8	37										
» 1 Tag.	15,6—34,3	29,3			23,4—40,6	32,6	31,2—43,8	33,5	29,6—40,6	33,7	21,8—28,1	24,7	25—28,1	26,5
» 2 »	21,8—32,8	26,7	23,4—34,3	27,8	21,8—34,3	26,9	20,1—37,8	26,6	27,8—46,8	35,7	18,7—27,1	23,5	25—27,1	26
» 4 »					17,2—31,2	26,4								
» 6 »			21,8—40,6	28,4	15,6—28,1	25,1	20,3—31,2	23,6	21,8—34,3	29,4				

D. Die Veränderungen des Darmepithels während der Nahrungsaufnahme.

Wenn die Nahrungsmasse in den Darm gelangt und ungefähr gleichmässig auf die Divertikel verteilt ist, ist das Darmlumen anfangs bis auf sein Maximum erweitert. Allmählich beginnen jedoch die amöboiden Darmzellen sich mit Wasser und den darin gelösten, leicht diffundierenden Stoffen des Darminhaltes zu füllen. Hierbei vergrössert sich ihr Volumen beträchtlich, wie aus beigefügter Tabelle (Tab. I). hervorgeht.

Wie ersichtlich vollzieht sich die Vergrösserung des Volumens ziemlich schnell und erreicht ihren maximalen Betrag schon in einer Stunde nach der Fütterung. Diese einleitende Vergrösserung des Volumens ist zwar auch von der Phagocytose fester Nahrungskörper abhängig; da aber die Darmzellen in meinen Versuchen zu dieser Zeit gewöhnlich nur wenige derartige Körper enthielten, so muss die Wasserimbibition als die eigentliche Ursache der Volumenvergrösserung betrachtet werden.

Man findet tatsächlich, dass herausgepresste amöboide Darmzellen von den Hungertieren sowohl als von soeben gefütterten Tieren in Wasser stark aufquellen. Einige Ziffern (etwas abgerundet), welche dieses Verhalten beleuchten, werden in der folgenden Tabelle (Tab. II) mitgeteilt.

TAB. II. **Quellung amöboider Darmzellen in Wasser.**

(An einer isolierten Zelle wurden die Veränderungen des Volumens durch Messung des Diameters in den angegebenen Zeitabständen untersucht.)

	Hungertiere			Gefütterte Tiere		
Zeit	Ex. I.	Ex. II	Ex. III	Ex. IV	Ex. V	Ex. VI
Soeben ausgepresst	23,5	21	21,5	29	27,5	37,5
Nach 5 Min.	25,5	25	22,5	32,5	30	41,5
» 10 »	27	26	23	36,5	32	44
» 15 »	28	26	23,5	38	34,5	47
Relat. Vol.-vergr. in 15 Min.	71 %	90 %	31 %	125 %	97 %	97 %

Besonders stark ist die Volumenvergrösserung bei den Darmzellen der eben gefütterten Tiere. Dies dürfte auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sein. Man könnte z. B. an Veränderungen im physiologischen Zustand der Darmzellen, wenn sie in Verdauungsthätigkeit treten (herabgesetzte Oberflächenspannung; s. unten), an den Quellungsdruck der aufgenommenen Nahrungskörper u. s. w. denken.

Es ergibt sich aus der Tab. I, dass nur die amöboiden Darmzellen, nicht aber die Körnerkolben, diese starke Volumsvergrösserung bei der Aufnahme der Nahrung

erfahren. Auch an Schnittpräparaten von gefütterten Tieren kann man keine Volumsvergrösserung der Kolbenzellen beobachten. Im Wasser schwellen diese Zellen wohl auch etwas an, jedoch lange nicht so stark wie die amöboiden Zellen. Im Gegensatz zu den letzteren zerfliessen die Körnerkolben gern bei der Schwellung (gewöhnlich in c:a 5 Min.). Es ist dieser Umstand von einem gewissen Interesse, da er eine annehmbahre Erklärung für die Entleerungsprozesse des Sekretes gibt. Schon eine geringe Schwellung durch Wasserimbibition würde hinreichend sein, um die Zelle zum Bersten zu bringen. Die in der intakten Kolbenzelle distal angehäuften Sekrettropfen werden hierbei in das Darmlumen oder das umgebende Darmsyncytium ausgepresst. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass auch andere Kräfte bei dem Entleerungsprozess mitwirken; über ihre Natur zu spekulieren ist aber wohl zwecklos.

Die Vergrösserung des Volumens muss eine Verlängerung der intakten amöboiden Darmzellen verursachen. Diese beginnen somit das Darmlumen zu durchsetzen, was auch an Schnittpräparaten von gefütterten Tiere leicht beobachtet werden kann. Da indessen die frühesten Stadien während der Nahrungsaufnahme sich nicht vorteilhaft fixieren lassen, so kann man auf Grund von Schnittpräparaten allein keine Vorstellung davon erhalten, wie stark die einleitende Wasserimbibition ist; später tragen auch die aufgenommenen Nahrungskörper dazu bei das Volumen der Zellen zu vergrössern.

Gleichzeitig hiermit verändert das Epithel seinen ursprünglichen Charakter. Die die Nahrung aufnehmenden Zellen zeigen in isoliertem Zustande (im Wasser) oft deutliche amöboide Bewegungen. So scharf abgesetzte, lang hervorstehende und unregelmässige Pseudopodien, wie St. Hilaire sie zeichnet (l. c., T. 8. Fig. 11), habe ich zwar bei isolierten Darmzellen von *Dendrocoelum* niemals beobachtet. Es ist jedoch leicht möglich, dass derartige Pseudopodien vorkommen, wenn die Zellen in situ liegen. Bei der Isolierung liegen die Darmzellen in einer sie von allen Seiten umschliessenden, gleichförmigen Flüssigkeit, ein Umstand, der kaum dazu angetan ist die lokalen Veränderungen in der Spannung der Oberfläche hervorzurufen, die nach Rhumbler die Voraussetzung für jegliche amöboide Bewegung sind. Pseudopodienbildungen bei Amöben werden nach Rhumbler (vergl. Biedermann 1911) durch die Herabsetzung der Oberflächenspannung ausgelöst, die dann eintritt, wenn ein fester Körper mit der klebrigen Ektoplasmaschicht der Amöbe in Berührung kommt. Je grösser die Berührungsfläche zwischen den adhärierenden Körpern und den Zellen ist, desto leichter werden die ersteren von den von den Zellen ausgehenden Pseudopodien umflossen. Die Voraussetzung für eine rege Pseudopodienbildung ist bei den intakten Darmzellen bedeutend günstiger als bei den isolierten Zellen, besonders wenn das Darmlumen mit Nahrungskörpern erfüllt ist. Dazu trägt vielleicht auch die zuerst eintretende starke Wasserimbibition in den Darmzellen bei; diese muss die Ektoplasmaschicht der Zellen in einen dünnflüssigeren Zustand bringen.

Neben der Anschwellung infolge der Wasserimbibition und den Pseudopodienbildungen haben wir schliesslich noch ein drittes Moment in der Veränderung der

Darmzellen zu beachten — die Syncytienbildungen. Bereits an einem gewöhnlichen Schnittpräparat durch eine triclade Turbellarie fällt es auf, wie unklar die Zellgrenzen im Darmepithel sind. Noch weniger distinkt sind die Darmzellen bei Tieren, die während der Verdauung untersucht werden. Es ist wahrscheinlich, dass die Ektoplasmaschicht, mit welcher die Zellen aneinander grenzen, während der Verdauung aufgelöst wird. Das Darmepithel geht, mit anderen Worten, in ein Syncytium über. Doch damit nicht genug! Durch die Verlängerung der Epithelzellen (siehe oben) dringen diese mit ihren freien Enden oder Pseudopodien überall zwischen die Nahrungspartikel ein; das ursprüngliche Darmlumen wird verkleinert. Während dieser Prozesse müssen verschiedene Zellen oder ihre Plasmaausläufer notwendigerweise mit einander in Berührung kommen und verschmelzen. Das Darmlumen wird von Plasmabrücken durchzogen. Durch diese umfassende Syncytiierung der amöboiden Darmzellen erhält der Darm im Schnitt das Aussehen eines Netzwerkes, in dessen Lücken die Nahrungspartikel eingeschlossen sind. Wo diese Prozesse am weitesten fortgeschritten sind, gibt es, mit anderen Worten, kein Darmlumen mehr. Die Syncytienbildung kann jedoch mehr oder weniger vollständig sein. Wo der Abstand zwischen den Zellen grösser ist, kann sie natürlich nicht denselben Umfang annehmen wie dort, wo die Zellen nahe aneinander stossen. Aus diesem Grunde findet man oft das Lumen der Hauptdärme offen oder nur in geringem Masse von Plasmabrücken durchzogen, während das Epithel der Divertikel typische Syncytiumnetzwerke bildet. Da nun der grössere Teil der Nahrungsmasse in den Divertikeln aufbewahrt wird, so muss die Syncytiumbildung als ein für den Verdauungsprozess besonders wichtiges Moment angesehen werden. Sie ist, meiner Meinung nach, viel zu wenig beachtet worden. Dass sich die Zellen während der Fütterung vergrössern, Pseudopodien aussenden und dadurch das Darmlumen völlig zum Verschwinden bringen, hat bereits Metschnikoff (1878, S. 389) gefunden. Bei den Cölenteraten, z. B. *Praya*, konnte er auch Plasmodienbildungen durch Verschmelzung der Darmzellen beobachten. Es ist nicht ersichtlich, ob St. Hilaire dieselbe Erscheinung bei *Dendrocoelum* bemerkt hat. Die Pseudopodien hat er jedenfalls beschrieben und man liest deshalb nachstehende Zeilen seiner Darlegung (S. 194) mit einem gewissen Erstaunen: »Dass die Zellmembran der Darmzellen bei Planarien zweifellos deutlich vom Plasma gesondert ist, sieht man, wenn das Zellplasma unter dem Einfluss des Wassers (! Ref.) oder anderer Reagentien zu schrumpfen beginnt. Dann erscheint deutlich eine durchsichtige, strukturlose Membran. Sie ist allerdings sehr dünn, aber in ihrem Bau deutlich vom Plasma unterschieden. Zu guter Letzt ist ja ihre Existenz in Form einer besonderen Schicht eine theoretische Forderung« (! Ref.). Offenbar ist das, was St. Hilaire als Zellmembran betrachtet, identisch mit der Ektoplasmaschicht. Wie ich festgestellt habe, unterscheidet sich diese indessen nur durch etwas grössere Dichte und durch das Fehlen von Körnern und Vakuoleneinschlüssen von dem Endoplasma. Eine deutliche Grenze zwischen dem Ekto- und Endoplasma gibt es nicht; sie gehen allmählich in einander über. Aus diesem Grunde und weil die Ektoplasmaschicht äusserst dünn ist, ist es so schwer, die

Grenzen zwischen den Darmzellen im Schnitt zu ziehen. Aus denselben Gründen kann das Ektoplasma so leicht die Eigenschaften des Endoplasmas erhalten und die verschiedenen Zellen können somit übereinander fliessen. Auch mit Hilfe von hypertonischen Salzlösungen ist es mir nicht gelungen eine besondere Membran bei den Darmzellen nachzuweisen. Dass diese im Wasser nicht schrumpfen sondern vielmehr sehr beträchtlich schwellen habe ich im Vorigen schon gezeigt.

Die Syncytienbildung kann man auch oft beobachten, wenn man ein Stück eines eben gefütterten *Dendrocoelum* leicht auseinanderpresst. Unter den grösseren und kleineren Plasmaportionen, die eingeschlossene Nahrungsstoffe enthalten, findet man mitunter Ansammlungen von Zellen, die mehr oder weniger durch Plasmafortsätze zusammenhängen.

Das Darmepithel hat also seine Fähigkeit, sich die fremden Nahrungspartikel einzuverleiben, grösstenteils der Syncytienbildung zu verdanken. St. Hilaire berührt in seiner Abhandlung das Syncytienbildungsphaenomen überhaupt nicht. Er scheint anzunehmen, dass die Darmzellen im Grossen und Ganzen ihre Selbständigkeit beibehalten, dass sie die Nahrungskörper an ihrer freien Fläche festkleben und durch Aussendung von Pseudopodien dieselben in das Plasma hineinziehen. Ein einfacher Versuch zeigt jedoch, dass die Inkorporierung der Nahrungspartikel nicht ausschliesslich durch die Fähigkeit der Darmzellen Pseudopodien auszuschicken erklärt werden kann. Wenn man *Dendrocoelum* mit in Stärkemehl gerollten Würmern füttert und den ausgepressten Darminhalt ungefähr 24 Stunden nach der Fütterung untersucht, so kann man oft Darmzellen finden, die ein oder mehrere Stärkekörner enthalten. Ich habe kleine Stücke der so gefütterten Tiere abgeschnitten, die Grösse aller im Presspräparat gefundenen — also nicht besonders ausgesuchten — stärkehaltigen Zellen, so wie deren Stärkekörner gemessen und auf diese Weise recht beleuchtende Relationszahlen gefunden[1]. Zwei solcher Relationsserien gebe ich hier an: I. von einem jungen Exemplar, II. von einem älteren Exemplar. (Die Länge der Stärkekörner wurde als Einheit (100) gewählt.)

I. 100 : 240, 100 : 254, 100 : 223, 100 : 270, 100 : 106 (!), 100 : 176, 100 : 269
II. 100 : 145, 100 : 209, 100 : 124, 100 : 171, 100 : 174, 100 : 100 (!), 100 : 149.

Ich halte es für unmöglich, dass die unerhörte Inkorporierungsfähigkeit ausschliesslich durch Phagocytose erklärt werden könne. Damit eine solche Darmzelle auf phagocytärem Wege einen fremden Körper, bisweilen fast in der Grösse ihres eigenen Volumens, aufnehmen kann, muss sie wie eine Amöbe den fremden Körper vollständig umfliessen können. Aber in ihrer Eigenschaft als Epithelzelle besitzt sie hierzu nicht die nötige Selbständigkeit; und in der Tat kann sie die Partikel nur mit einem geringen Teil ihrer Fläche umfliessen. Verschmelzen dagegen mehrere Darmzellen, wenigstens in ihren distalen Teilen, so erhalten sie eine Ober-

[1] Man muss natürlich eine Stärkesorte mit hinreichend grossen Körnern benutzen; ich habe mit Kartoffelstärke gearbeitet.

flächenvergrösserung, welche das Aufnehmen auch verhältnismässig grösser Körper ermöglicht.

Es ist klar, dass die Bedeutung der Syncytienbildung in erster Linie darin zu suchen ist, dass durch sie auch grössere Nahrungskörper direkt in das Epithel aufgenommen werden können. Dieser muss von um so grösserem Wert sein, je weniger entwickelt die extrazellulare (extraplasmatische) Verdauungsfähigkeit ist, das heisst, je weniger wirksam die Digestionsenzyme sind, die vielleicht im Darmlumen vorkommen. Wir werden hierauf in einem späteren Zusammenhange zurückkommen.

Die Veränderungen, die das Darmepithel während der Nahrungsaufnahme erfährt, sind somit dreierlei Art:

1. *Schwellung und Verlängerung der einzelnen Zellen infolge stärkerer Wasserimbibition.*
2. *Verstärkung der amöboiden Bewegungstätigkeit im Zusammenhang mit Phagocytose.*
3. *Syncytienbildung.*

Diese drei Phasen verlaufen indessen nicht successiv in bestimmten Zeitabständen, sondern greifen in einander und spielen sich gewöhnlich so schnell ab, dass bestimmten Grenzen zwischen ihnen nicht gezogen werden können.

Wir haben gesehen dass St. Hilaire ausschliesslich die phagocytäre Thätigkeit als Erklärung der Fähigkeit der Darmzellen feste Körper aufzunehmen in Betracht zieht. Alle Nahrungskörper, die in die Darmzellen aufgenommen werden, sollten seiner Meinung nach vorher vom Ektoplasmaschicht der Pseudopodien umgeben und nachher in die Zellen hineingezogen werden. Er stellt somit den Schluss auf, »dass die vom Plasma aufgenommenen Fremdkörper stets von einer besonderen Plasmaschicht umgeben sind, auch dann, wenn keine Vakuole zu sehen ist» (l. c., S. 197).

Nach meinen vorhergehenden Ausführungen über die Veränderungen der Darmzellen bei der Nahrungsaufnahme kann dieses kaum richtig sein. Wir fanden, dass die Ektoplasmaschicht der einzelnen Zellen sich unter Syncytienbildungserscheinungen auflöst, dass das Plasma die Nahrungspartikel umfliesst und Brücken bildet, die das Darmlumen durchziehen. In diesen Plasmasträngen kann man offensichtlich das Ektoplasma nicht mehr vom Endoplasma unterscheiden. Dieses bedeutet, mit anderen Worten, dass die direkte Lagerung der Nahrungskörper im Plasma nicht wie St. Hilaire annimmt, eine scheinbare, sondern eine wirkliche ist. Man braucht nicht unbedingt anzunehmen, dass sie von einer besonderen Ektoplasmaschicht umgeben sind. Auch wenn es möglich wäre eine hyaline, körnerfreie Schicht um die Nahrungskörper nachzuweisen, so brauchte dieselbe deshalb noch nicht unbedingt ektoplasmatischer Natur zu sein. Sie könnte sich durch Differenzierung des umgebenden Endoplasmas gebildet haben. Derartige Fragen lassen sich natürlich nur durch Untersuchung des Modus der Inkorporierung der Nahrungskörper beantworten und haben übrigens meiner Meinung nach für die Erfassung des eigentlichen Verdauungsprozesses nur eine nebensächliche Bedeutung.

Nachdem die Nahrungskörper in das Syncytium aufgenommen sind, beginnt allmählich eine Rekonstruktion der ursprünglichen Verhältnisse des Epithels. Die Plasmabrücken, die das Darmlumen durchziehen, bersten und die Ausschüsse mit den eingeschlossenen Nahrungspartikeln werden in das Epithel einbezogen. Andere Teile des Syncytiums verbleiben im Lumen, das nun wieder hervorzutreten beginnt und werden zusammen mit den Nahrungsresten, die nicht in das Epithel einbezogen wurden, bei der ersten Defäkation abgeführt. Diese tritt in der Regel 20—30 Stunden nach der Nahrungsaufnahme ein. Die Zellgrenzen im epithelialen Syncytium beginnen wieder hervorzutreten — ein Prozess, der bei den Heliozoen seine Analogie findet, wo zwei oder mehrere Individuen bei der Nahrungsaufnahme verschmelzen können, um sich nachher wieder zu trennen (vergl. Biedermann 1911, S. 287—88).

Eine nähere Analyse der Zellenrekonstruktion aus dem Syncytium lässt sich nicht durchführen. Man kann jedoch nachweisen, dass die Höhe des Epithels und das Volumen der einzelnen Zellen geringer werden (vergl. Tab. I.), ein Umstand, der auf Wasserabgabe beruhen muss. Wahrscheinlich werden die Zellgrenzen auch bei der stärksten Syncytienbildung nicht völlig aufgelöst, sondern sind, wenn auch nur schwach markiert, in den basalen Teilen des Epithels, die nicht direkt an der Inkorporierung der Nahrungspartikel teilnehmen, vorhanden. Möglicherweise geht die Rekonstruktion der Zellgrenzen (eigentlich der Ektoplasmaschicht der einzelnen Zellen) von diesen basal zurückgebliebenen Scheidewänden aus. Man darf jedoch diesen Rückbildungsprozessen keine zu grosse Bedeutung beimessen, da auch bei hungernden Tieren die Zellgrenzen, wie erwähnt, oft sehr undeutlich sind und die Zellen hier und da sogar in einander fliessen, besonders in den distalen Teilen.

E. **Die intraplasmatische Verdauung** [1].

Gewöhnlich pflegt man einen Verdauungsprozess, der ausserhalb oder innerhalb der Zellen vor sich geht, als extra- bezw. intrazellular zu bezeichnen: wenn die Verarbeitung der Nahrung in einem Syncytium (Plasmodium) geschieht, so spricht man von einer intraplasmatischen Verdauung. Die Verdauung der Turbellarien (ausgenommen die Acölen) hat man allgemein als in der Hauptsache intrazellular aufgefasst. Wie wir gesehen haben, ist diese Auffassung jedoch kaum vollkommen richtig. Die Nahrungsaufnahme und wenigstens ein Teil der Nahrungsbearbeitung geschieht in einen Syncytium. Ob nun die Verdauung in einer einzelnen Zelle oder in einem Verschmelzungsprodukt mehrerer Zellen (einem Plasmodium) vor sich geht, so sind die Nahrungskörper im Protoplasma eingeschlossen. Ich halte die Bezeichnung intraplasmatisch für das Richtigste bei solchen Verdauungsprozessen, von denen man bloss sagen will, dass sie *innerhalb* des Plasmas vor sich gehen.

[1] Bei St. Hilaire findet man zahlreiche sehr gute und schöne Abbildungen, welche zur Beleuchtung der intraplasmatischen Verdauung dienen. Ich habe daher meine eigenen Abbildungen auf nur einige wenige beschränkt (Fig. 1) und weise im übrigen auf die Arbeit St. Hilaire's hin.

Man findet die aufgenommenen Nahrungskörper in Vakuolen eingeschlossen oder direkt vom Protoplasma umschlossen. St. Hilaire hat beide Fälle beobachtet. Die Nahrungskörper können nach St. Hilaire im Endoplasma ein verschiedenes Schicksal haben. »Entweder bleiben sie einfach im Plasma liegen oder sie verschmelzen mit irgend welchen Plasmaelementen.»

Im ersteren Falle werden die aufgenommenen Körper langsam verändert oder, wenn sie unverdaulich sind, abgesondert. Diese Verdauungsart ist somit bloss von geringer Bedeutung. Im anderen Falle liegen die aufgenommenen Körper nicht direkt im Plasma sondern in Bläschen. Solche Bläschen bilden sich dadurch, dass die Nahrungskörper sowohl untereinander als auch mit gewissen Plasmaelementen verschmelzen. Diese Plasmaelementen spielen in den Ausführungen St. Hilaire's eine grosse Rolle. »Diese sind entweder durchsichtige gefärbte und ungefärbte Bläschen oder Eiweisskörner. Im ersten Falle entstehen sehr grosse mit Flüssigkeit angefüllte Bläschen, in denen die Blutkörperchen sehr schnell verdaut werden. Im zweiten — feste Klümpchen, die sich kaum mehr verändern» (S. 229).

Nur dann, wenn die Nahrungskörper mit den gefärbten und ungefärbten Plasmabläschen verschmelzen, bilden sich nach St. Hilaire Vakuolen, in denen die Nahrung vollständig verdaut werden kann. Die nähere Bedeutung dieser Bläschen spezifiziert er so: die ungefärbten Bläschen sind für die Vakuolenbildung selbst nötig (sie enthalten Wasser und osmotisch wirkende Stoffe), die mit Vitalfarbstoffen (z. B. Neutralrot) färbbaren Plasmabläschen wiederum sind Fermentträger, die die schnelle Verarbeitung der Nahrung in den Vakuolen bewirken.

Als Gegensatz zu dieser schnellen Verdauung kann man den Fall annehmen, wo die Nahrungsstoffe entweder direkt im Plasma liegen (ohne mit anderen Elementen zu verschmelzen) oder mit Eiweisskörnern verschmelzen. In beiden Fällen werden sie äusserst langsam verdaut.

Die Restitution der Plasmaelemente geschieht auf Kosten der in den Vakuolen verdauten Nahrungskörper. Auch durch Endosmose von gelöster Nahrung aus dem Darmlumen werden die Plasmaelemente vergrössert. Ihre Neubildung geht von äusserst kleinen Körnern im Plasma — den Mikrosomen — aus.

Das sind in Kürze die Vorstellungen, die St. Hilaire von der intraplasmatischen Verdauung entwickelt. Wir werden im Nachstehenden einige der wichtigsten Punkte in seinen Ausführungen kritisch untersuchen.

1. Die Bildung der Nahrungsvakuolen.

St. Hilaire glaubt festgestellt zu haben, dass sich die Nahrungsvakuolen erst dann bilden, wenn die Nahrungskörper mit durchsichtigen farblosen oder färbbaren Plasmabläschen verschmolzen sind. Dass die farblosen Bläschen zur Vakuolenbildung nötig sind, geht nach St. H. daraus hervor, dass sich beim Fehlen dieser Bläschen der bei einer geringen Anzahl derselben im Plasma, keine Vakuolen um die Nahrungskörper bilden.

Wenn ein Zusammenhang zwischen der Vakuolenbildung und den farblosen Plasmabläschen wirklich existiert, was ja natürlich sehr schwer festzustellen ist, so glaube ich jedoch nicht, dass es nötig ist, sich diesen Zusammenhang in der Form von Verschmelzungsprozessen zwischen den beiden Elementen zu denken. Man kann sich dies einfacher auf die Weise vorstellen, dass die aus einem aufgenommenen Nahrungskörper herausdiffundierenden Stoffe eine stark konzentrierte Flüssigkeitsschicht um denselben gebildet haben. Das Wasser des umgebenden Protoplasmas wird dann auf rein osmotischem Wege von den gebildeten Nahrungsvakuolen aufgesogen. Diese vergrössern sich so lange, bis der osmotische Innendruck in denselben nicht mehr stärker als der des Plasmas ist.

Ich glaube jedoch, dass die oft ausserordentlich starke Vakuolbildung nach der Nahrungsaufnahme kaum mit dem Vorkommen präexistierender Plasmablasen verbunden ist. Statt dessen will ich die Aufmerksamkeit auf die starke Wasserimbibition richten, welche die Darmzellen bei der Nahrungssaufnahme erfahren. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass ein Teil dieses Wasserüberschusses zur Bildung der Vakuolen verwendet wird.

Bei diesem Prozess wirken sicher nicht nur osmotische Kräfte mit. Wie ich im Folgenden (S. 47) näher entwickeln werde, glaube ich, dass das Körnerkolbensekret hierbei von grosser Bedeutung ist. Da das Sekret an den Nahrungspartikeln anhaftet, so werden diese von einer Kolloidschicht umgeben, deren Quellungsdruck eine Flüssigkeitsansammlung um die Nahrungskörper veranlassen muss. Textfig. 1 *e* (S. 16) zeigt das Aussehen einer Darmzelle in den ersten Stunden nach der Fütterung mit Garnelenmuskeln und Karmin. Nebst frei im Plasma liegenden Muskelfasern beobachtet man eine Menge undurchsichtiger, lichtbrechender Tropfen oder Blasen, die im Aussehen und Farbenreaktionen oft sehr stark an die Sekrettropfen der Körnerkolben erinnern. Auf Schnittpräparaten findet man, dass diese Tropfen oft Nahrungskörper oder Karminkörner enthalten. In der folgenden Zeit verschwinden die Tropfen; statt dessen treten grössere und kleinere, flüssigkeitserfüllte Blasen mit Nahrungsresten auf (vergl. Textfig. 1 *g*). Es sind wohl diese Tropfen, die durch ihre Verschmelzung und Quellung die Vakuolen bilden.

Wie die Tropfen mit einander verschmelzen (vergl. Textfig. 1 *f*), so dürften sie auch mit frei im Plasma liegenden Muskelfasern und Karminkörner verschmelzen. Freilich wird ein grosser Teil der letzteren unverändert bei der Defäkation ausgeschieden. Mehr selten geschieht es, dass Muskelfasern weder mit den Tropfen verschmelzen noch bei der Defäkation ausgeworfen werden sondern auch nach längerer Zeit ganz unverändert im Plasma liegen bleiben (Textfig. 1 *g, M*).

Ich glaube also, *dass die Bildung der Nahrungsvakuolen nicht auf eine Verschmelzung von Nahrungskörpern mit ungefärbten Plasmabläschen zurückzuführen ist.* Dagegen halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die mehr oder weniger ausgebildeten Nahrungsvakuolen miteinander verschmelzen und grössere bilden können; derartige riesige Vakuolen, wie sie in St. Hilaire's Arbeit z. B. auf Fig. 35 und 40 abgebildet sind, kann man sich als auf solche Weise entstanden denken. Möglicherweise können

die Nahrungsvakuolen mit farblosen Plasmabläschen auch sekundär verschmelzen, doch ist das, wie bereits angeführt, für die eigentliche Vakuolenbildung nicht ausschlaggebend.

Die andere Art von Plasmaelementen, die nach St. Hilaire mit den Nahrungskörpern verschmelzen soll, besteht aus den färbbaren Bläschen. Diese sollen jedoch nicht die eigentliche Vakuolenbildung verursachen, sondern vielmehr Träger des Fermentes sein, durch das die Verdauung in den Vakuolen zu Stande kommt. Es dürfte deshalb angebracht sein, die Frage ihrer eventuellen Bedeutung im Zusammenhang mit nachstehenden Ausführungen zu behandeln.

2. Vollzieht sich die intraplasmatische Verdauung unter einer sauren oder alkalischen Reaktion?

Die Reaktionsverhältnisse der Nahrungsvakuolen sind auf verschiedene Weise ausgelegt worden, wie schon in Kürze hervorgehoben wurde (vergl. S. 10).

Metschnikoff (1901) fütterte Planarien mit Blut, das mit Lackmuspulver vermischt war. Die meisten Körner veränderten im Darm ihre blaue Farbe nicht, »mais une petite quantité seulement de tournesol bleu change de couleur et prend une teinte violet-clair» (S. 56). Die Reaktion wäre somit ungefähr neutral—schwach sauer. Wenn man die Darmzellen mit einer 1 % (! Ref.) Lösung von Neutralrot behandelt, so färben sich die Darmzellen lebhaft rot. Diese Färbung deutet auf eine saure Reaktion »plus faible cependant que chez les paramécies et beaucoup d'autres protozoaires» [1].

St. Hilaire äussert eine etwas abweichende Ansicht. Bei Fütterung mit Dottergelb gemischt mit Kongorot erhielt er keine Farbenveränderung, die auf eine saure Reaktion hinwies. Auch eine Fütterung mit Kongorot oder Alizarinsulphonsäure in Blut ergab keinerlei Resultat. Vom Neutralrot wurden die Nahrungsvakuolen nicht wie bei saurer Reaktion purpurrot gefärbt; dagegen konnten verschiedene andere Plasmabläschen in wechselnden Nüancen von bräunlich bis purpurrot gefärbt werden. Schliesslich sagt er: »So kann ich also bestätigen, dass die Verdauung in den Darmzellen der Turbellarien nicht in saurer Lösung vor sich geht» (S. 211).

Arnold hat die Reaktionsfrage der Nahrungsvakuolen nur kurz berührt. Er findet es wahrscheinlich »that the ingested material becomes impregnated by an acid fluid» (S. 215) und stützt sich darauf, dass die Leukocyten in den Nahrungsvakuolen von basischen Farbstoffen gefärbt werden.

Löhner (1916) glaubt festgestellt zu haben, dass die intrazellulare Verdauung im Gegensatz zu der von ihm angenommenen eztrazellularen Vorverdauung unter saurer Reaktion stattfindet. Allerdings ergaben Versuche mit Kongorot und Alizarinsulphonat keine positiven Resultate, dagegen erzielte er mit Lackmus in Leukocyten-

[1] Auch Mesnil (1901) betont, dass die Darmvakuolen der Planarien — im Gegensatz zu den Darmvakuolen der Actinien — niemals eine deutlich saure Reaktion zeigen.

suspension eine schwach rotviolette Färbung des Darmes. Diese Farbenreaktion zeigte sich erst am nächsten Tage und sollte einer annähernden Steigerung der Wasserstoffionen-Konzentration von (H) $\geqq 10^{-8}$ (d. h. alkalisch) auf (H) $= 7 . 10^{-7}$ entsprechen. Er weist ausserdem auf eine Angabe St. Hilaire's hin, der festgestellt hat, dass die Blutkörper während der intrazellularen Verdauung von basischen Farbstoffen (Saffranin, Gentiana) gefärbt werden, während sie sonst von sauren gefärbt werden. Löhner erklärt dieses auf dieselbe Weise wie Arnold, dass heisst, in der Weise, dass die Blutkörper von der sauren Vakuolenflüssigkeit durchtränkt werden; sie erhalten somit saure Eigenschaften und zeigen deshalb eine Affinität den basischen Farbstoffen gegenüber.

Ich habe diese Versuche, die Vakuolenreaktion festzustellen, wiederholt, bin aber zu keinen sicheren Resultaten gelangt. Wenn man z. B. die Tiere mit Würmern, mit Lackmus oder Alizarin gemischt, füttert, so findet man nach der Fütterung, dass die festen Farbpartikel mitunter in Vakuolen zusammen mit Nahrungskörpern liegen. Ich habe jedoch nie beobachtet, dass die Farbsubstanzen sich in der Vakuolenflüssigkeit gelöst oder die Farbe verändert hätten. Durch Kongorot wird der ganze Darm hübsch rotgelb gefärbt. Auch die Nahrungsvakuolen färben sich auf dieselbe Weise; ein Umschlagen in violett oder blau habe ich nicht konstatiert. Wenn sich eine Säure wirklich vorfinden sollte, so muss sie demnach äusserst wenig dissoziiert sein. Löhner hat ja auch keine ausgesprochene saure Reaktion mit seiner Metode nachweisen können. Man muss jedoch eine prinzipielle Einwendung gegen seinen Versuch machen. Wenn der Indikator in einem Nährsubstrat gelöst wird (in diesem Falle Leukocytensuspension), so muss man auch damit rechnen, dass diese Veränderungen erleiden kann, bei denen schwach sauer reagierende Stoffe entstehen. Bei dem Versuche Löhner's trat die schwach rotviolette Färbung erst im Laufe des nächsten Tages auf und dieses stärkt natürlich bedeutend den Verdacht, dass der Reaktionsumschlag nicht auf einer Säureausscheidung im Plasma, sondern auf einer langsam eintretenden Veränderung im Nahrungssubstrat beruht.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind natürlich diejenigen Versuche, welche mit *reinen* Indicatoren gemacht werden, bedeutend beweiskräftiger. Leider kann man jedoch *Dendrocoelum* nicht, wie z. B. die Infusorien, dazu bewegen feste Indikatorpartikel allein aufzunehmen. Man darf übrigens nicht übersehen, dass Nahrungspartikel das Plasma zu einer eventuellen gesteigerten Säureproduktion reizen können. Weiter kommt man mit Vitalfarbstoffen, die gleichzeitig als Indikatoren, wie z. B. Neutralrot, dienen können. Neutralrot färbt die Vakuolen mehr oder weniger stark rot; irgend welche stärker hervortretende gelbe (basische Reaktion) oder violette (saure Reaktion) Nüancen machen sich jedoch kaum bemerkbar. Die Vakuolenflüssigkeit färbt sich indessen nur, so lange sie gelöste Nahrungsstoffe enthält und entfärbt sich in dem Masse, als diese resorbiert werden. Schliesslich sind nur die nicht digerierbaren Nahrungsrückstände gefärbt, während die Vakuolenflüssigkeit selbst wasserklar ist (vergl. Fig. 1 *g*, Vak_3 und Vak_4; vergl. auch bei St. Hilaire Fig. 88—91 mit 98, 118). Wenn man deshalb ausgepresste Darmzellen vital mit Neu-

tralrot färbt, wird man finden, dass die älteren Vakuolen, mit Ausnahme der festen Nahrungsreste oder Konkremente, sich nicht färben, sogar wenn man ziemlich starke Farblösungen anwendet (vergl. St. Hilaire Fig. 40, 64, 112 u. s. w.). *Der Inhalt der Vakuolen färbt sich durch Vitalfarbstoffe ausschliesslich dank den fremden Nahrungssubstanzen so intensiv.*

Die Verwendung von Farbstoffen, vitalen oder nicht vitalen, hat somit ihre Nachteile. Es ist jedoch sicher, dass *in der Vakuolenflüssigkeit nur äusserst geringe Mengen freier H- oder OH-Jonen vorkommen können.* Das erstere geht auch daraus hervor, dass man in den Vakuolen sehr oft Bakterien antrifft. Diese können besonders die älteren Vakuolen vollständig ausfüllen. Auch Arnold hat eine starke Vermehrung der Bakterien, sowohl in den Darmzellen, als auch im Darmlumen festgestellt, so dass bei zwei Planarien, die 118 Stunden nach der Fütterung getötet worden waren, »they were extremely numerious» (S. 216). Er deutet sogar auf die Möglichkeit hin, dass wir hier »the indication of the formation of a definite intestinal bacterial flora» haben könnten. St. Hilaire hat Mikrogameten einer Coccidie in den Vakuolen der Darmzellen bei *Dendrocoelum* beobachtet und berichtet, dass er gesehen habe, wie sie energische Bewegungen ausführten (S. 196).

Es unterliegt auch keinem Zweifel, dass die Nahrungsvakuolen den für die Infusorien so charakteristischen Reaktionsumschlag von saurer zu alkalischer Reaktion nicht zeigen. Wie bekannt vollzieht sich die Verdauung bei diesen Tieren in den Nahrungsvakuolen bei eintretender alkalischer Reaktion. Nach allem zu schliessen hat die Vakuolenflüssigkeit der Planarien dieselbe Reaktion wie der Plasmasaft. Es ist übrigens zweifelhaft, ob eventuelle kleine Abweichungen für die Verdauung irgendwelche Bedeutung haben können.

3. Die Veränderungen der Nahrungskörper in den Vakuolen.

Die Verdauung der Nahrungskörper in den Vakuolen soll nach St. Hilaire sehr schnell vor sich gehen und zwar soll dies auf der Anwesenheit kräftig wirkender proteolytischer und lipolytischer Enzyme beruhen.

Da die Verdauungsgeschwindigkeit uns zeigen kann, ob die Enzyme eine mehr hervortretende Rolle bei der Verdauung spielen, so ist es von grossem Interesse festzustellen, wie schnell sich die Veränderungen im Aussehen der Nahrungskörper zeigen und was für Veränderungen dieselbe durchmachen.

Eine ganze Reihe von St. Hilaire's eigenen Versuchen über die vakuolare Verdauungsgeschwindigkeit steht in starkem Widerspruch zu seinen allgemeinen Schlussfolgerungen. Diese Versuche zeigen, dass die vakuolare Verdauung recht lange dauern kann. So fanden sich z. B. noch 15 Tage nach einer Fütterung mit Rinderblut in einer beobachteten Zelle 4 Blutkörperchen, deren Konturen deutlich zu unterscheiden waren (Seite 216; T. 12, F. 106). Auch andere Beispiele aus seiner Arbeit lassen sich anführen: T. 10, F. 45 und T. 9, F. 40 zeigen 2 Darmzellen $^1/_4$ Stunde bezw. 48 Stunden nach einer Fütterung mit Hühnerblut. Im ersten Falle

enthält die Darmzelle zwei unveränderte Blutkörperchen in einer mittelgrossen Vakuole, im anderen Falle eine Sammlung aggregierender Blutkörperchen in einer riesigen Vakuole. Auch hier hat somit keine Lösung stattgefunden und die Blutkörperchen, die vor 48 Stunden verfüttert wurden, unterscheiden sich von den vor 1/4 Stunde verfütterten kaum durch etwas anderes als ihr Zusammenschrumpfen. Wenn man weiterhin die Darmzellen auf T. 12, F. 88, 90—91 mit Fig. 98 vergleicht, so ist es, wie St. H. selbst hervorhebt (S. 216), schwer, irgend welche Veränderungen bei den eingeschlossenen Blutkörperchen zu entdecken. Die zuerst genannten drei Figuren wurden 3 1/2 Stunden, die letztere 7 Tage nach der Fütterung mit Rinderblut gezeichnet. Die Blutkörperchen sind stark zusammengeschrumpft, im 3 1/2 Stunden-Stadium sind die Vakuolen mit einer schwach rötlichen Flüssigkeit gefüllt, im 7 Tage-Stadium — wieder völlig farblos.

Das kurz nach der Aufnahme eintretende Zusammenschrumpfen der Blutkörperchen dürfte vielleicht ebenso wie die Vakuolenbildung auf dem Quellungsdrück der kolloiden Sekretschicht um den Nahrungskörper herum beruhen; die Färbung der Vakuolenflüssigkeit beruht offenbar auf einer teilweisen Diffusion des Hämoglobins. Dies letztere hängt damit zusammen, dass die Blutkörperchen plasmolysiert sind; wie St. Hilaire (S. 198) erwähnt, färben sich z. B. die Kerne in Vogelblutkörperchen gleich nach deren Aufnahme in die Darmzellen stark mit Vitalfarbstoffen, was er, und sicher mit Recht, als Zeichen des Absterbens ansieht. Auch nicht in Vakuolen eingeschlossene Blutkörperchen haben indessen stark färbbare Kerne. Somit werden also die Blutkörperchen bereits bei der Inkorporierung geschädigt, vielleicht durch toxisch wirkende Stoffe im Plasma. Man kann nicht sagen, dass die Vakuolenflüssigkeit irgend welche speziell zerstörende Wirkungen dem Plasma gegenüber voraushat.

Nach St. Hilaire (S. 211) soll sich das Hämoglobin unter der Einwirkung der Vakuolenflüssigkeit in Eiweiss und Farbstoff spalten. »Das Erstere verwandelt sich in die weiteren Verdauungsprodukte, während das Hämatin ausgeschieden wird» (S. 211). Löhner hat diese Angabe näher geprüft. Bei seinen Versuchen stellte er fest, dass das Blut bei der Verdauung gewisse ausgeprägte Farbenveränderungen erlitt. Die rote Hämoglobinfarbe wurde sehr bald durch eine braune ersetzt (am lebhaftesten während des zweiten Tages) und einige Tage später waren die Tiere durch die Defäkation völlig entfärbt. Bei Untersuchung der gefütterten Tiere im Kompressorium mit einem Mikrospektroskop zeigte sich die ganze Zeit über ein deutliches Oxyhämoglobinspektrum. Ebenso zeigte ein Wasserextrakt der Tiere, sowie das nach der Defäkation etwas gefärbte Aussenwasser ein Oxyhämoglobinspektrum. Die braune Farbe wird somit nicht durch irgend ein Spaltungsprodukt des Hämoglobins hervorgerufen. Sie deutet, nach Löhner, auf die Anwesenheit von stabilen Oxidationsprodukten des Hämoglobins (Methämoglobin, Acidhämoglobin) hin, deren Spektra mit dem Oxyhämoglobinspektrum fast übereinstimmen. In keinem Falle findet somit irgend eine Zerteilung des Hämoglobins statt. »Es werden demnach offenbar nur die Eiweisskörper des Serums und Stromas ausgenützt, nicht aber die

Globinkomponente des Farbstoffes». Wenn sogar ein so leicht zerteilbarer Eiweisstoff wie Hämoglobin von der Vakuolflüssigkeit nicht angegriffen wird, so kann man begründete Zweifel hegen, dass das Stroma der Blutkörperchen ausgenützt wird. Arnold sagt auch: »The digestion of the red corpuscles takes place very slowly. Even ninetysix hours after feeding (Fig. 8) the may be seen intact in some vacuoles» (S. 214). Dieses wird, wie bereits früher erwähnt, auch durch St. Hilaire's Figuren bekräftigt. — Meine eigenen Beobachtungen über die Veränderungen der roten Blutkörperchen in den Nahrungsvakuolen gehen völlig in der angedeuteten Richtung. Da sie jedoch nichts wesentlich Neues, ausser dem bereits Gesagten, geben, so unterlasse ich es näher auf dieselben einzugehen.

Wenn die Eiweisstoffe der roten Blutkörper somit nur in geringem Masse von der Flüssigkeit der Vakuolen angegriffen werden, so zeigen sich jedoch in anderen Fällen deutlichere Zeichen einer Spaltung von festen Eiweissubstanzen. Da die Planarien sich hauptsächlich mit Würmern, Crustacéen u. a. niederen Tieren ernähren, so kann man vermuten, dass die Gewebe dieser Tiere leichter als die roten Blutkörper von der Flüssigkeit der Vakuolen verdaut werden. Tatsächlich scheint es sich auch so zu verhalten. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass die Verdauung, auch wenn es sich um die Muskelzellen eines Wurms oder eines Krebstieres handelt, ziemlich langsam vor sicht geht. Sogar 2—3 Tage nach Fütterung mit z. B. Garnelenmuskeln kann man in den Darmzellen scheinbar ganz unveränderte Muskelfasern beobachten. Diese liegen indessen unmittelbar im Plasma eingeschlossen. In den Vakuolen aber sieht man jetzt gewöhnlich nur kleinere Reste von Muskelfasern. Da der Kot — auch bei vorher hungernden Tieren — grosse Mengen unveränderter Muskelfasern enthält, so scheint jedoch nur ein kleinerer Teil der von den Darmzellen aufgenommenen Muskelzellen verdaut zu werden.

Wir können also zusammenfassend erklären, dass die Fähigkeit der Darmzellen feste Eiweisstoffe zu lösen gewissermassen von der Art dieser Eiweisstoffe abhängt[1]*; dass die Lösung sich indessen nur sehr langsam abspielt, ja, bisweilen kaum nachzuweisen ist. Die Nahrungsvakuolen können daher nur sehr schwach wirkende proteolytische Fermente enthalten.*

Kann die Flüssigkeit der Nahrungsvakuolen andere Nahrungsstoffe lösen? Ich habe die Fettverdauung in der Weise untersucht, dass ich die Tiere mit Mehlwurmfett gefüttert habe, welches mitunter mit ScharlachR gefärbt war. Die Fettröpfchen liegen oft sehr lange im Plasma ohne sich sichtbar zu verändern. St. Hilaire führt ein Beispiel an, wo ihre Verdauung nach fast einem Monate noch nicht abgeschlossen war. In anderen Fällen treten die Anzeichen der Verdauung bereits nach einem oder einigen Tagen auf. Die Fettröpfchen sind oft direkt im Plasma eingebettet. Ich habe, ebenso wie St. Hilaire, festgestellt, dass die Fettröpfchen von Neutralrot

[1] Ähnliche Unterschiede in der Verdaulichkeit ungleichartiger Eiweisstoffe hat Mesnil (1901) mit einem Extrakt aus Actinienfilamenten gefunden. Von Garnelenmuskeln vermag der Extrakt eine ca. vier mal grössere Menge zu lösen als von Vertebratenmuskeln, was nach M. davon abhängt, dass die letzteren ein Antiferment enthalten.

ursprünglich nicht gefärbt werden. Während des Spaltungsprozesses färben sie sich anfangs schwach diffus rot. Auf der einen Seite zeigt sich häufig ein sichelförmiger, dunkelroter Streifen, wohl das erste Zeichen der auftretenden Vakuole, die in der Folge das Fettröpfchen vollständig umgibt (vergl. St. Hilaire T. 13, F. 131). Das letztere färbt sich immer stärker. Beim Lösungsprozess kann man oft folgende auch von St. Hilaire beschriebene Erscheinung beobachten: Aus einem diffus schwach rotgefärbten Fettröpfchen dringen kleine intensiv vitalfärbbare Tröpfchen heraus, die zu unregelmässigen Massen zusammmenfliessen können, während das ursprüngliche Fettkügelchen immer kleiner wird oder in kleinere Tröpfchen zerfällt (vergl. St. H. T. 13, F. 143—44, 139, 140—42). Die Reste nach der Fettverdauung bestehen anfangs aus unregelmässigen Konkrementen, die nach einer Zeit in regelmässige, oft nadel- oder rhombusförmige Kristalle übergehen. Nach vorheriger Vitalfärbung mit Neutralrot treten die Fettreste oder Kristalle durch ihre intensive rote Farbe in den ungefärbten Vakuolen stark hervor. Wenn man die Tiere mit scharlachgefärbtem Fett füttert, so wird die Farbe gewöhnlich bei der Verdauung als unregelmässiges Kristallaggregat neben dem entfärbten Fettröpfchen ausgeschieden. Auch ringsum die Fettröpfchen, die direkt vom Plasma umgeben sind, kann man, wie St. Hilaire hervorhebt, nadelförmige oder sphärische Kristalle sehen.

Diese Tatsachen zeigen deutlich genug, dass *das Fett in den Nahrungsvakuolen wirklich verdaut wird*, gleichzeitig zeigen sie jedoch, dass *diese Verdauung ziemlich langsam stattfindet*. Wenn man ein ausgehungertes, praktisch genommen fettfreies *Dendrocoelum* mit Mehlwurmfett füttert, so wird man finden, dass sich die ersten Fettröpfchen im Parenchym erst nach einem oder einigen Tagen nach der Fütterung bilden (vergl. auch Stoppenbrink 1905). *Die Vakuolenflüssigkeit kann somit keinerlei schnell wirkende lipolytische Fermente enthalten.*

Eine vakuolare Verdauung von Stärke haben weder St. Hilaire noch Verf. beobachtet. Die Tricladen leben ja auch nicht von Pflanzennahrung. Die Stärkekörner werden wahllos auf dieselbe Weise wie andere unverdauliche Partikel, z. B. Karmin u. s. w., im Plasma aufgenommen. In Vakuolen liegende Körner habe ich zwar nie gefunden; St. Hilaire aber sagt, dass er sie »manchmal auch in Bläschen» gesehen hat. Sie werden zum grössten Teil bei der ersten eintretenden Defäkation auf dieselbe Weise entfernt wie andere unverdauliche Partikel. Mit Jodjodkalium färben sie sich die ganze Zeit rein blau. Eine Reduktion der alkalischen Kupfersulfatlösung tritt nicht ein. — *Diastatische Fermente fehlen offenbar.*

4. Sind die vital färbbaren Bläschen Fermentträger?

Da die Verschmelzung mit den färbbaren Plasmabläschen, nach St. Hilaire, den Nahrungsvakuolen Verdauungsfermente zuführen soll, so müssen wir diesen Plasmaelementen einige Aufmerksamkeit widmen.

Wenn man Darmzellen z. B. mit Neutralrot vital färbt, findet man im Plasma eine grössere oder kleinere Anzahl gefärbter Bläschen von wechselnder Grösse, von

kaum sichtbaren bis zu solchen, die sich von den kleineren Nahrungsvakuolen kaum unterscheiden. Da nun auch diese sich oft färben, so ist es in der Tat häufig unmöglich eine Nahrungsvakuole von einem Plasmabläschen zu unterscheiden. Dies ist von gewisser Bedeutung, wenn es sich um die Auslegung der wirklichen Bedeutung der vitalfärbbaren Plasmabläschen handelt, auf die wir später zurückkommen werden.

St. Hilaire geht davon aus, dass diese vital färbbaren Bläschen mit den Nahrungsvakuolen verschmelzen. Beweise dafür fehlen jedoch vollständig. Er gibt selbst die einfachste Art an, auf die man die Sache prüfen könnte: »Wenn es gelänge, in den Darm einer Planarie zuerst die Farbe einzuführen, und dann Blut, um das Verhalten der gefärbten Bläschen zu den Nahrungsvakuolen zu beobachten, könnte vieles geklärt werden» (S. 200). Der Versuch hat jedoch den Erwartungen nicht entsprochen. »Ich habe versucht, derartige Experimente vorzunehmen, habe aber nur mit Fuchsin S. Resultate erhalten (Fig. 15). Die Farbe färbt viele und sehr verschiedene Bläschen im Plasma. Viele von ihnen enthalten einen körnigen Niederschlag. Nach der Einführung von Blut waren diese Niederschläge nie gleichzeitig mit Blutkörperchen anzutreffen — ein Beweis dafür, dass, wenn überhaupt eine Verschmelzung stattfindet, so nur mit ganz bestimmten Bläschen. Solch eine Vorfärbung mit Neutralrot und Methylenblau ist unmöglich» (? Ref.).

Da somit aus dem Versuch ein Zusammenhang zwischen der Färbung der Nahrungsvakuolen und den färbbaren Plasmabläschen nicht hervorgeht, so glaubt er bloss auf Grund analoger Erscheinungen bei den Phagocyten das Recht zu der Annahme zu haben, dass auch hier eine Verschmelzung der Nahrungsvakuolen mit den gefärbten Bläschen stattfindet (S. 201). Es ist eigentümlich, dass er eine andere Möglichkeit, auf die er selbst übrigens hingewiesen hat (S. 201), vollständig übersieht, nämlich die, dass die Färbung auch auf Veränderungen in der Zusammensetzung der aufgenommenen Elemente beruhen kann.

Er ist auch der Ansicht, dass die färbbaren Bläschen mit den Fettröpfchen verschmelzen und weist hierbei auf die kleinen roten Tröpfchen hin, die bei Neutralrotfärbung rings um die in Verdauung begriffenen Fettröpfchen hervortreten. Ich kann mit ihm hierin nicht übereinstimmen. Erstens hat St. H. nicht nachgewiesen, dass die färbbaren Plasmabläschen sich wirklich um die Fettröpfchen sammeln. Wenn er als Beweis dafür auf Fig. 130—31 und 140 (T. 13) hinweist, so muss darauf entgegnet werden, dass diese ebenso gut, wenn nicht besser, als Verdauungserscheinungen bei den Fettröpfchen erklärt werden können. In allen diesen Figuren stammen die roten Bildungen sicherlich von den Fettröpfchen und nicht von dem Plasma her. Der Versuch St. Hilaire's, die Bedeutung der genannten färbbaren Bläschen in den Darmzellen bei *Dendrocoelum* mit gewissen vital färbbaren Plasmakörnern bei *Paramaecium,* die man aus besonderen Gründen für Fermentträger hält, auf eine Stufe zu stellen, ist nicht sehr einleuchtend. Während die Fermentträger bei den letzteren bei Vitalfärbung anfangs als äusserst kleine Körner hervortreten, die sich um die Nahrungsvakuolen lagern, sind sie bei *Dendrocoelum* als relativ grosse Bläschen dar-

gestellt. In keiner von seinen Figuren ist es nachweisbar, dass sie sich um die Vakuolen sammeln. Sie scheinen statt dessen bereits von Anfang an dicht bei den Fettröpfchen zu liegen, einerlei ob diese frei im Plasma liegen oder von Vakuolen umgeben sind. Wenn die färbbaren Bläschen um die Fettröpfchen wirklich Fermentträger wären, so müssten sie eine schnelle Verdauung der Fettröpfchen bewirken, was jedoch nicht der Fall ist. Schliesslich vergrössert sich die Zahl der roten Tröpfchen um die Fettröpfchen in dem Grade, als diese sich verkleinern. Wenn die Fettröpfchen vollständig verschwunden sind, bleiben bloss stark rotgefärbte, unregelmässige, mehr oder weniger verschmelzende Massen zurück, denen die Fettreste in den gewöhnlichen, ungefärbten Vakuolen vollständig entsprechen.

Eine nähere Untersuchung über die Art des Auftretens der roten Tröpfchen spricht also entschieden gegen die Möglichkeit, dass sie Fermentträger sein könnten. Sie sind sicher nichts anderes, als Spaltungsprodukte (Fettsäuren und Fettsäureverbindungen) des Fettes.

Wir sehen also, dass es ziemlich unwahrscheinlich ist, dass die färbbaren Plasmabläschen Träger irgend eines Fermentes sind. Man fragt sich nun, was sie für eine Bedeutung haben können. Da sich auch der Inhalt der Nahrungsvakuolen färbt, so liegt die Annahme nahe, dass die färbbaren Plasmabläschen gleichartige Bildungen repräsentieren. Im Plasma geht ein ständiger, wenn auch langsamer Stoffwechsel vor sich. Angesammelte Nahrungsstoffe, wie Fettröpfchen, Eiweisskörner u. s. w. müssen ständig verdaut werden, während sich durch von aussen aufgenommenes Nahrungsmaterial neue bilden. *Die kleinen, vital färbbaren Bläschen könnten also teils während assimilatorischer, teils während dissimilatorischer Prozesse im Plasma entstehen.* Wenn z. B. die kleinen, im Plasma liegenden Fettröpfchen verbraucht werden, müssen sie dieselben Stadien durchmachen, wie wenn die grossen Fettröpfchen assimiliert werden. Die Fettkomponenten dienen teilweise als Verbrennungsmaterial und die festen Dissimilationsprodukte bleiben in Form gefärbter Konkremente oder Kristalle in einem im übrigen ungefärbten kleinen Bläschen zurück. Solche kleine konkrementführende Vakuolen sind sehr häufig. Sie können offenbar mit einander auch zu grossen Vakuolen verschmelzen. Solche grössere und kleinere Vakuolen sind besonders häufig im Plasma zu finden, nachdem das Tier eine Zeit lang gehungert hat (Fig. 1, *a*—*b*; vergl. St. Hilaire T. 8 Fig. 6—7), während die kleinen Fettröpfchen und die gefärbten Bläschen ganz oder so gut wie ganz verschwunden sind. Lässt man die Tiere bloss eine kürzere Zeit hungern, so findet man im Plasma kleine Fettröpfchen, färbbare Bläschen und kleinere konkrementhaltige Vakuolen. Dies bringt uns auf die Vermutung, dass die kleinen Fettröpfchen und färbbaren Bläschen bei längerem Hungern die Entstehung der konkrementhaltigen Vakuolen veranlassen. Der Entwickelungsgang kann kaum ein anderer als der Genannte sein: kleines Fettröpfchen — vital färbbares Bläschen — kleine konkrementführende Vakuole. — Es ist denkbar, dass auch kleine Eiweisskörner die gleichen Prozesse im Plasma durchmachen können.

Es ist beachtenswert, dass die Grösse des Vakuolenkonkrementes stark variieren

kann. Man kann kleine Vakuolen antreffen, die ein ebenso grosses Konkrement enthalten wie andere, die mehreremal grösser sind. Einige auch recht grosse Vakuolen enthalten kaum sichtbare Konkremente. Diese bilden somit eine Art Übergang zu den wasserklaren Bläschen, die überhaupt keine festen Partikel enthalten, mit anderen Worten zu den Bläschen, von denen St. Hilaire annimmt, dass sie eine grosse Bedeutung für die Vakuolenbildung haben. Diese Verhältnisse erwecken schon jetzt die Vermutung, dass die Vakuolenkonkremente nicht nur aus ungelösten Dissimilationsprodukten der Nahrungs- oder Assimilationsstoffe entstehen, sondern dass sie zum grossen Teil von endosmierenden Exkretprodukten aus dem umgebenden Plasma gebildet werden. Für diese Auffassung spricht auch die oft deutlich konzentrische Schichtung und starke Anhäufung der Konkremente (vergl. Teil II).

5. Zusammenfassung.

Die von den Darmzellen aufgenommenen Nahrungsmassen werden zum Teil bei der Defäkation wieder ausgestossen, zum anderen Teil bleiben sie in den Darmzellen liegen und werden dann gewöhnlich in Vakuolen eingeschlossen, in denen sie weiter verarbeitet werden. Die Vakuolen dürften hauptsächlich durch die Wasserabsorption einer hydrophilen Sekretschicht ringsum den Nahrungskörper gebildet werden. Diese Nahrungsballen können sowohl mit einander als mit frei im Plasma liegenden (nicht in Sekret eingebetteten) Nahrungspartikeln verkleben und zusammenschmelzen. Das zur Vakuolenbildung erforderliche Wasser wird zunächst von dem umgebenden Plasma geliefert (welches bei der Nahrungsaufnahme eine starke Wasserimbibition erfährt), zum Teil auch aus den Wasser enthaltenden Nahrungskörpern gepresst.

Die Vakuolenflüssigkeit hat selbst völlig neutrale Reaktion. Bisweilen vorkommende Veränderungen der Eigenfarbe der Indikatoren in den Vakuolen können auf den bei der Verdauung gebildeten Lösungsprodukte der Nahrungskörper beruhen.

In der Vakuolenflüssigkeit können keine schnell wirkenden, eiweiss- oder fettspaltenden Enzyme nachgewiesen werden und Stärke scheint ganz unverdaulich zu sein. Feste Eiweisstoffe werden des öftern sehr unvollständig ausgenutzt oder sogar überhaupt nicht verdaut. Das Fett wird in seine Komponenten gespaltet die durch die Vakuolen hinausdiffundieren und als mehr oder weniger reines Neutralfett im umgebenden Plasma oder abgelegenen Geweben deponiert werden; unlösliche Dissimilationsprodukte verbleiben in den Vakuolen und bilden teilweise kristallisierte Ausfällungen.

Beim Aufbau oder Verbrauch der im Plasma angesammelten Nahrungsstoffe bilden sich vital färbbare Bläschen. In dem Schlusstadium der Dissimilation gehen die letzteren in oft konkrementführende, nicht weiter färbbare Bläschen über. Es ist nicht anzunehmen, dass einige der vital färbbaren Bläschen eine besondere Aufgabe haben und zwar die, als Träger eines Fermentes (oder Profermentes) zu dienen.

F. Findet eine extraplasmatische Verdauung statt?

Arnold sowie Löhner nehmen das Vorkommen einer extrazellulären Verdauung bei den Planarien an. Arnold misst derselben eine spezielle Bedeutung für die Fettverdauung bei; seiner Ansicht nach wird das lipolytische Ferment von den Körnerkolbenzellen abgesondert. Löhner behauptet, dass im Darmlumen während der extrazellularen Verdauung eine alkalische Reaktion herrscht, die für die Spaltung der Eiweisstoffe von Bedeutung sein solle; hierbei soll ein proteolytisches Ferment von tryptischem Charakter wirksam sein, das möglicherweise von den »Speicheldrüsen» abgesondert wird.

Wir wollen zuerst den Wert ihrer Argumente untersuchen.

Arnold fand bereits eine Viertelstunde nach der Fütterung des *Dendrocoelum* mit koaguliertem Schweineblut, dass die Darmzellen mit Fettröpfchen gefüllt waren. Diese Fettröpfchen konnten nicht auf amöboidem Wege aufgenommen worden sein, denn im Darmlumen war bloss Blut und keine freien Fettröpfchen und die Darmzellen hatten keine Pseudopodien mit Fettinhalt. »The fat first appears in the cytoplasm of the columnar cells in very small globules, which by fusing together form much larger ones, so that some cells within an hour after feeding seem to be one mass of fat» (S. 210). Da die Körnerkolben gleichzeitig kleiner werden und zusammenschrumpfen, muss man annehmen, dass die Drüsenzellen ein Digestionsferment, das wahrscheinlich zur Verdauung von Fett dient, absondern. Arnold glaubt sogar mit Hilfe von Nilblausulfat (färbt Neutralfett rot, Fettsäuren blau) tatsächliche Beweise für das Vorkommen von Fettsäuren im Darmlumen erhalten zu haben. Die eigentliche Phagocytose verlegt Arnold in einen späteren Zeitpunkt, der etwa 1 ¼ Stunden nach der Fütterung beginnt.

Gegen die Arnold'schen Ausführungen muss man vor allen Dingen anführen, dass Fett und feste Partikel in Wirklichkeit gleichzeitig aufgenommen werden und man somit nicht von einer ersten Verdauungsphase, bei der Fett resorbiert wird, und einer zweiten, bei der feste Partikel ingeriert werden, sprechen kann. Ich habe z. B. *Dendrocoelum* mit einer Mischung von Mehlwurmfett und Karmin gefüttert und habe in den ausgepressten Darmzellen und Plasmapartien des Darmsyncytiums Karmin und Fett immer zusammen gefunden. St. Hilaire stellte fest, dass die Darmzellen mit der Aufnahme der Blutkörper sofort begannen, nachdem die Nahrung in den Darm gekommen war, und dass sie unter den Nahrungspartikeln nicht wählen.

Weiterhin setzt Arnold die Anwesenheit so kräftiger und schnell wirkender lipolytischer Fermente voraus, dass man sich bereits a priori seinen Ausführungen gegenüber skeptisch verhalten muss. Wenn solche Fermente wirklich vorhanden wären, so müsste man sie zweifellos mit den gewöhnlichen makrochemischen Metoden nachweisen können, was jedoch nicht gelingt (vergl. S. 44—46). Die Metode, die Arnold für den Nachweis vonFettsäuren angewandt hat — Nilblaufärbung an Schnittpräparaten (!) — ist wenig beweiskräftig. Wenn man die Tiere mit Fett gefüttert hätte, das vorher

mit Nilblausulfat rot gefärbt war, und hierbei wirklich einen Farbenumschlag im Darmlumen feststellen könnte, so wäre dies ein bedeutend besserer Beweis. Ich habe derartige Versuche ausgeführt, aber keinen Farbenumschlag erhalten. Man kann sich auch auf andere Weise davon überzeugen, dass das Fett im Darmlumen nicht abgebaut wird. Wenn man *Dendrocoelum* mit einer Mischung gefärbten (Scharlach R.) und ungefärbten Mehlwurmfettes füttert, so findet man kurz nachher ungefärbte und stark rote Fettröpfchen nebeneinander im Darmplasma. Weiterhin findet man, dass sich die Grösse der aufgenommenen Fettröpfchen nach dem Fütterungsmaterial richtet.

Arnold misst den Körnerkolbenzellen eine grosse Bedeutung als Erzeuger eines lipolytischen Sekretes bei. Dies gibt uns Veranlassung uns eingehender mit diesen Zellen und ihren Funktionen zu beschäftigen.

Alle späteren Forscher sehen die Körnerkolben als Drüsenzellen an und dieses mit Recht. Ihr histologischer Bau, der sich wesentlich von dem der amöboiden Zellen unterscheidet, der Reichtum an Tröpfcheneinschlüssen auch bei Hunger, das Verschwinden der Tröpfchen während der Fütterung u. s. w. sind sicherere Beweise ihrer Drüsennatur. Die ältere, von v. Graff vertretene Ansicht, dass sie durch Umwandlung gewöhnlicher amöboider Zellen gebildete Aufsammlungszellen für Assimilationsprodukte sein sollen, hat somit nur noch historisches Interesse.

Arnold hat ihr Verhalten bei der Fütterung mit Hilfe von Schnittmetoden studiert. Ich habe eventuelle Veränderungen der Anzahl, des Volumens und der Sekretmenge dieser Zellen während der Fütterung teils an lebenden Tieren unter Deckglasdruck, teils an kleinen zerpressten abgeschnitteten Stücken von Planarien untersucht. (Als Versuchsobjekte habe ich mit Erfolg $^1/_2$ bis 1 Monat alte *Dendrocoelum*-Junge angewandt, die, wie festgestellt wurde, zahlreiche sekretgefüllte Körnerkolben enthielten. Die Tiere hungerten erst 14 Tage, wurden dann reichlich mit Würmerstücken gefüttert und zu verschiedenen Zeiten untersucht.)

Hinsichtlich des Volumens der Körnerkolben haben wir schon gesehen (Tab. I), dass eine Schwellung durch Aufnahme von Wasser während der Fütterung nicht sicher nachzuweisen ist. Man findet dagegen, dass die relative Zahl der sekretgefüllten Zellen während der Fütterung oft deutlich abnimmt. Ich habe bei einigen Versuchen ein ziemlich ausgeprägtes Minimum ungefär 20—24 Stunden nach der Fütterung gefunden; nicht selten findet man schon nach einigen Stunden eine deutliche Abnahme der Zahl typischer Körnerkolbenzellen im Quetschpräparat. Man sieht aber Zellen, welche durch ihren geringen Inhalt von Sekrettropfen und ihre geringere Grösse (15—20 μ) von den typischen Körnerkolben abweichen (vergl. Textfig. 1 c_1—c_4). Die ersteren sind sicher nichts anderes als sekretleere Körnerkolben. Übergangstypen zwischen den sekretgefüllten und den sekretarmen Zellen können zwar angetroffen werden, sind aber in diesen Stadien nicht allgemein. Es dürfte dies davon abhängen, dass die Sekrettropfen in einem Körnerkolben gewöhnlich nicht einzeln abgesondert werden, sondern dass die Zelle sich distalwärts öffnet und den grösseren Teil des im distalen Teile angehäuften Sekretes auf einmal entleert. Wenn man zu dieser Zeit

(nach ca. 10 Stunden) die amöboiden Zellen untersucht, so findet man in der Tat, dass sie oft Sekrettropfen enthalten, die bisweilen, zu grösseren Klumpen zusammengeballt, in besonderen Vakuolen eingeschlossen liegen (vergl. Fig. 1 *d;* der Sekretklumpen mass durchschnittlich 15,5 μ). Nicht selten schmelzen eine grössere oder geringere Anzahl von Sekrettröpfchen schon in der Kolbenzelle zusammen (Fig. 1 c_2). Zerstreute Sekrettropfen (durch schwächere Lichtbrechung und die Eigenschaft von Sudan III oder Nilblau nicht gefärbt zu werden von Fettropfen zu unterscheiden) kommen übrigens sehr gewöhnlich unter den aufgenommenen Nahrungskörpern in den amöboiden Zellen vor und sind auch von St. Hilaire beobachtet worden.

Schon an einem oder dem anderen Tage nach der Fütterung zeigen sich in den leeren Körnerkolben einzelne kleine Sekrettropfen, deren Grösse und Menge nachher allmählich wächst, bis die Körnerkolben ihr typisches Aussehen zurückbekommen haben.

Es fragt sich nun: kann man aus diesen Resultaten irgendwelche Schlussätze über die Bedeutung des Körnerkolbensekretes für eine event. extrazelluläre Fettverdauung ziehen?

Nach Arnold's und meinen eigenen Beobachtungen fällt das Entleerungsmaximum der Körnerkolben erst mehrere Stunden nach der Fütterung. Meine Beobachtungen zeigen auch, dass die Nahrungsaufnahme keine erhöhte Sekretion der Körnerkolbenzellen hervorruft. Bereits nach einer Viertelstunde beginnen indessen die Darmzellen sich mit Fett und anderen Nahrungskörpern zu füllen und nach einer Stunde hat die Fettaufnahme, nach Arnold, oft einen derartigen Umfang angenommen, dass gewisse Darmzellen »seem to be one mass of fat». Mit den Nahrungskörpern wird auch das Sekret der Körnerkolben von den amöboiden Darmzellen aufgenommen. Diese Umstände lassen es als wenigstens zweifelhaft erscheinen, dass das Körnerkolbensekret als *extrazellular* wirkendes, fettdigerierendes Mittel irgendwelche Bedeutung haben kann.

Wir wenden uns nun der Frage zu, ob man Grund zu der Annahme haben kann, dass im Darmlumen eine *Eiweiss*zerteilung stattfindet. Löhner hat für eine derartige Annahme keine anderen Gründe anführen können, als dass der Darm kurz nach der Nahrungsaufnahme alkalisch und nachher wieder sauer reagieren soll. Die erstere Reaktionsphase soll mit einer extrazellularen »Vorverdauung» zusammenfallen unter der Einwirkung von proteolytischen Enzymen, die, nach Biedermann (1911), von den Pharyngealdrüsen abgesondert werden sollten. Diese Annahme Biedermann's ist jedoch, wie wir gesehen haben, falsch, das Pharyngealdrüsensekret hat sicher nichts mit der Verdauung zu tun. Nur das Körnerkolbensekret könnte in Frage kommen. Löhner scheint mir der event. alkalischen Reaktion eine zu grosse Bedeutung beizumessen. Der Beweis für diese alkalische Reaktion wirkt übrigens nicht überzeugend. Er fütterte die Tiere mit Leucocytensuspension, in der Lackmus aufgelöst war und fand »die von den Tieren verschlungenen Flocken . . . deutlich blau gefärbt» — ein recht schwacher Beweis für eine alkalische Reaktion des Darminhaltes! Er sieht sich auch gleich darauf genötigt ein grosses Frage-

zeichen hinter seine »Vorverdauungstheorie» zu setzen: »Soweit die Blutverdauung von *Dendrocoelum* in Betracht kommt, scheint übrigens diese Vorverdauung eine recht untergeordnete Rolle zu spielen. Eine irgendwie merkbare Veränderung erfährt das Blut in der ersten Zeit nicht und noch vor Ablauf einer Stunde ist die gesamte Menge von den Darmzellen aufgenommen, die, stark aufgetrieben, das Darmlumen zum Verschwinden bringen» (S. 5). Wenn wir weiter daran denken, dass Löhner mehrere Tage nach der Blutaufnahme auch auf spektroskopischem Wege nicht die geringste Spaltung der Blutfarbstoffe feststellen konnte, so dürfen wir wohl mit gutem Recht behaupten, dass bei den Planarien jede Spur einer extrazellularen (extraplasmatischen) »Vorverdauung» von Eiweisstoffen fehlt.

In der kurzen Zeit, während der die Nahrungspartikel im Darmlumen liegen, machen somit weder das Fett noch die Eiweisstoffe irgend eine sichtbare Veränderung durch. Man hat, mit anderen Worten, nicht den geringsten Grund, das Vorkommen einer extraplasmatischen Verdauung bei den Planarien anzunehmen.

G. Welche Bedeutung hat das Körnerkolbensekret?

Es muss zweifellos recht merkwürdig erscheinen, wenn die Körnerkolbenzellen nichts mit der Verdauung der Nahrung zu tun haben sollten.

Einerseits sind sie typische Drüsenzellen und zeigen im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme solche Veränderungen, dass man annehmen muss, dass sie für die Verdauung eine Bedeutung haben. Andererseits haben wir jedoch gesehen, dass eine extraplasmatische Verdauung der Nahrung nicht stattfindet und dass die intraplasmatische Verdauung nur langsam verläuft.

Es kann jedoch in Frage gestellt werden, inwiefern uns die alleinige *mikroskopische* Untersuchung der Verdauungsprozesse das Recht gibt zu bestreiten, dass sie sich unter der Einwirkung nachweisbarer Fermente vollzieht.

Die *makroskopische* Untersuchung eventuell vorkommender Verdauungsfermente stösst, gerade bei den Turbellarien, auf grosse Schwierigkeiten. Man kann sich ja nicht die eventuelle Verdauungsflüssigkeit aus den Gedärmen der Tiere herausholen, sondern muss seine Beobachtungen auf Pressextrakte der Tiere gründen. Nicht einmal Extrakte aus dem isolierten Verdauungsapparat geben indessen immer sichere Resultate. So gelang es z. B. Biedermann nicht Fermente in einem Wasserextrakt aus dem seines Inhaltes beraubten Mitteldarm des Mehlwurms oder dem Leber von *Helix pomatia* zu finden, obgleich der in den Darm abgesonderte Verdauungssaft aus den fraglichen Organen ausgeprägte Fermenteigenschaften zeigte (vergl. Biedermann 1911, S. 857, 979—80). B. erklärt dieses eigentümliche Verhältnis damit, dass »die Bildung eines wirksamen Enzyms . . . erst im Augenblick der Absonderung selbst erfolgt, während die betreffenden Zellen selbst weder Enzym noch auch wie beim Pankreas der Wirbeltiere Vorstufen desselben (Zymogen) zu enthalten scheinen» (l. c., S. 980) [1].

[1] Da das Sekret der sekretabsondernden Zellen in diesen beiden Fällen von den abson-

Eine andere Bedenklichkeit kommt auch hinzu. Ein aus zerdrückten Tieren hergestellter Extrakt enthält ja Stoffe von anderen Organteilen, die möglicherweise eventuell vorkommende Enzyme inaktivieren oder zerstören können. Es dürfte freilich sehr unwahrscheinlich sein, dass sich derartige enzymzerstörende Stoffe wirklich im Körperextrakt finden. Wenn z. B. das auf der Körperfläche abgesonderte Drüsensekret oder die Rhabditen eine solche Wirkung haben sollten, so ist es eigentümlich, dass die Planarien es nicht im geringsten zu vermeiden suchen ihre Beuteobjekte dem Einflusse dieser Stoffe auszusetzen. Man findet im Gegenteil oft mit der Nahrung verschluckte Rhabditenmassen im Darm, was sich leicht dadurch erklären lässt, dass die Planarien über ihre Beute zu kriechen pflegen, bevor sie damit beginnen dieselbe auszusaugen. Dass die inneren Organe enzymzerstörende Stoffe enthalten könnten, ist noch weniger wahrscheinlich [1].

Die negativen Resultate, die bei derartigen Enzymuntersuchungen eventuell erzielt werden, können also an und für sich das Fehlen von Enzymen nicht beweisen; wenn aber eine vorhergehende mikroskopische Untersuchung des Verlaufes der Verdauung, wie in diesem Fall, Veranlassung dazu gegeben hat, das Mitwirken von kräftigeren Enzymen zu bezweifeln, so können möglicherweise die negativen Resultate der makrochemischen Untersuchung einen gewissen ergänzenden Wert haben.

Als Untersuchungsmaterial habe ich *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria lugubris* und *Polycelis nigra* benutzt. Da die Enzymproben im Grossen und Ganzen auf ein und dieselbe Weise gemacht worden sind [2], so beschränke ich mich auf die Beschreibung nur einer Probe.

18 grosse Exemplare *Planaria lugubris* wurden reichlich mit Mehlwurmfett gefüttert, 4 Stunden darauf mit einigen Tropfen Chloroform in 5 kbcm physiologischer NaCl Lösung getötet und sorgfältig mit etwas Kieselgur verrieben (10—15 Min.). Die Probe wurde nach Zusatz von 10 kbcm. physiol. NaCl-Lösung und einigen Tropfen Toluol im Laufe von 2 Stunden extrahiert (wiederholtes Umrühren). Filtration durch Glaswolle. Das erhaltene Filtrat (beinahe weiss wie Milch) wurde zu nachstehenden Proben verwandt.

Reaktion. Kleine Proben ($^1/_2$ kbcm Extrakt + 1 kbcm aqua dest.) wurden mit Lackmus, Phenolphtalein, Methylorange untersucht. Keine Farbenveränderungen: neutrale Reaktion.

---

dernden Zellen selbst künstlich getrennt wurde, so erscheint mir der obige Einwand hinsichtlich des Planarienextraktes wenig zutreffend. In den Versuchen Biedermann's zeigte ja auch ein Wasserextrakt des Mehlwurmdarmes (mit Inhalt!) wie vorauszusehen war, kräftige Fermenteigenschaften.

[1] Kobert (1903) hat mit einer ähnlichen Extrahierungsmetode — wobei er z. B. ganze Insekten, Spinnen, Eingeweideparasiten u. s. w. extrahierte — das Vorkommen von zum Teil sehr intensiv wirksamen proteolytischen u. a. Fermenten vielmals festgestellt. Es ist von besonderem Interesse, dass er stark fibrinverdauende Fähigkeiten der Extrakte von *Distomum hepaticum* (sogar von Formalinexemplaren!) und *Taenia echinococcus* — somit den Turbellarien nahestehenden Formen — fand.

[2] In einigen Proben mussten die Tiere vorerst ein Paar Wochen Hunger durchmachen oder wurden die Extrakte ohne Zusatz von Antiseptika (wobei bakterielle Veränderungen jedoch nicht vermieden werden konnten) untersucht u. s. w.

Zu jeder der nachstehenden Proben wurden 1 kbcm Extrakt + 3 kbcm physiol. NaCl-Lösung + einige Tropfen Toluol verwandt.

Proteolytische Fermente?

A. Einwirkung auf Fibrin (rohes Pferdefibrin, gut gewaschen, 2 Stunden lang bei 58° sterilisiert und mit Boraxkarmin gefärbt. Temp. 35—38° C.).

TAB. III.

Nach	I. (Alkal. Lösung)	II. (Neutr. Lösung)	III. (Saure Lösung)
1 1/2 St.	Das Fibrin unverändert	Das Fibrin unverändert	Das Fibrin gequollen aber nicht gelöst.
2 »	» » »	» » »	wie oben.
3 1/4 »	» » » (Zusatz von 5 Tropfen 1/10 N . Na_2CO_3)	» » »	» » (Zusatz von 5 Tropfen 1/10 N . HCl)
6 »	wie oben	» » »	wie oben.
20 1/2 »	» » (Zusatz von 2 Tropfen N . Na_2CO_3)	» » »	» » (Zusatz von 2 Tropfen N . HCl).
30 1/4 »	wie oben	» » »	wie oben.
44 1/4 »	» »	» » »	» »

Darauf wurden die Proben durch eine Pergamentmembran in aqua dest. dialysiert. Das Dialysat wurde mit Hilfe von Ammoniumsulfat, Millons Reag. und $CuSO_4$ + NaOH (Biuretprobe) auf diffundierbare Proteinspaltungsprodukte untersucht. Keine Niederschlag- oder Färbungsreaktionen.

B. Einwirkung auf Gelatin (10 % Lösung in aqua dest.; zu den Versuchen wurden kleine ausgeschnittene Würfel von circa 1/2 cm. Seite verwendet. Temperatur 15—20° C.).

TAB. IV.

Nach	I. (Alkal. Lösung)	II. (Neutr. Lösung)	III. (Saure Lösung)
3 Stunden	Unverändert (Zusatz von 4 Tropfen 1/10 N . Na_2CO_3)	Unverändert	Gequollen aber nicht gelöst.
20 »	wie oben (Zusatz von 2 Tropfen N . Na_2CO_3)	»	wie oben (Zusatz von 2 Tropfen N . HCl).
42 1/2 »	wie oben	»	wie oben.

C. Einwirkung auf 10 % Witte-Peptonlösung. Temp. 35—38° C. Positive Biuret- und Millon-Probe nach 48 St. Kein Tyrosin-Niederschlag bei Verdunstung auf einem Uhrglas.

D. Einwirkung auf rote Blutkörperchen.

Etwas Blut wurde in einer 0,95 % NaCl-Lösung verrührt. Davon wurden 2 Tropfen + 2 Tropfen Extrakt auf ein Objektglas genommen, darüber kam das Deckglas mit Vaselinverschluss an den Rändern. Temp. 36° C. Nach 24 Stunden immer noch keine Lösung der Blutkörperchen. (Dasselbe Aussehen wie in der Kontrollprobe ohne und mit gekochtem Extrakt).[1]

Lipolytische Fermente?

1 kbcm Extrakt wurde mit kleinen Stücken Mehlwurmfett + einige Tropfen Lackmus oder Kongorot + Toluol vermengt. Keine sichtbaren Farbveränderungen nach ca 48 Stunden.

Die Digerierung von Butterfett (gereinigt durch Schmelzen und Waschen mit warmem Wasser im Filter) ergab dasselbe Resultat.

1 kbcm Extrakt wurde mit 1 kbcm mit dem doppelten Volumen aqua dest. verdünnter Milch + einige Tropfen Lackmus vermengt. Temp. 35—38° C. Nach 48 Stunden keine Farbveränderungen.

Amylolytische Fermente?

1 kbcm Extrakt wurde mit 1 kbcm. einer Stärkelösung (Weizenstärke) vermengt. Temp. wie oben. Nach 48 St. noch immer Stärkereaktion (Jod), dagegen keine Reaktion auf Zucker (Fehling).

Der Planaria-Extrakt zeigt somit keine fermentativen Eigenschaften.

Auch die Resultate der makroskopischen Fermentuntersuchung geben uns daher keinen Anlass das Vorkommen irgend welcher stärker wirkenden Fermente im Sekret der Körnerkolben anzunehmen. Ohne die Möglichkeit schwach fermentativer Eigenschaften des Kolbensekretes ganz zu leugnen müssen wir jedoch voraussetzen, dass das Sekret andere, wahrscheinlich wichtigere Aufgaben hat.

Wir sahen, dass die Nahrungskörper im Plasma der amöboiden Darmzellen oft zu grossen Klumpen agglutiniert sind. Nach Fütterung mit z. B. Mehlwurmfett finden sich im Plasma kleinere oder grössere Ballen, die aus agglutinierten Fetttropfen bestehen (vergl. Textfig. 1, *h*—*i*). Auch grössere Klumpen agglutinierter Sekrettropfen aus den Körnerkolben können zuweilen in den amöboiden Darmzellen beobachtet werden (vergl. Fig. 1 *d*). Es erweckt dies die Vermutung, dass die Agglutination der Nahrungskörper von dem Kolbensekret bewirkt sein könnte.

Da man im Schnitt oft bereits im Darmlumen miteinander verklebte Karminkörner, Fettröpfchen, u. s. w. findet, muss die Agglutination auch im Darmlumen vor sich gehen können. St. Hilaire, der auch im Schnitt einige Bilder beobachtet hat, wo die Darmzellen von roten Blutkörperchen bedeckt schienen, glaubt, im Anschluss an Rhumbler, dass die amöboiden Zellen an ihrer Oberfläche einen besonderen klebrigen Stoff absondern, der ihnen helfen könnte die festen Nahrungspartikel aus der Umgebung aufzunehmen (S. 194). Allerdings gibt es nichts, was darauf hindeutet, dass die amöboiden Zellen selbst, wie St. Hilaire meint,

[1] Ein ähnlicher Versuch wurde auch mit fein zerteilten Krebsmuskeln gemacht (gewöhnliche Zimmertemperatur). Einige Verdauungserscheinungen oder histologische Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern konnten auch nach mehreren Tagen nicht beobachtet werden. Da dieser Versuch mit einem alten Extrakt gemacht wurde und ich leider keine Kontrollprobe mit frischem Extrakt anstellen konnte, so hat der Versuch vielleicht nicht genügende Beweiskraft.

den klebrigen Stoff absondern. Dagegen haben wir aber in der Tat Drüsenzellen in den Körnerkolben, deren Sekret, wenigstens teilweise, direkt in das Darmlumen entleert wird.

Ich komme hier noch einmal auf die Verschmelzungstheorien St. Hilaire's zurück. Wie wir wissen, ist St. Hilaire der Ansicht, dass die in die Darmzellen aufgenommenen Nahrungskörper teils mit Fermentträgern (= vital färbbare Bläschen), teils mit Eiweisskörnern verschmelzen müssen, um schnell zerteilt und ausgenützt zu werden.

Der erste Teil der Theorie ist, wie ich im Vorigen zu zeigen versucht habe, wahrscheinlich fehlerhaft. Dagegen sieht man oft die Nahrungskörper im Plasma mit Körnern verkittet, welche, wie St. Hilaire durch mehrere Reaktionen gezeigt hat, von eiweissartiger Natur sind. Dieselben Reaktionen geben indessen auch die Sekrettropfen der Körnerkolben. St. Hilaire hat selbst die grosse Ähnlichkeit dieser Körnerarten sowohl an lebenden Objekten wie an Schnittpräparaten festgestellt. Der Grund, warum er nicht zugeben will, dass die Eiweisskörner von den Körnerkolben herstammen, ist der, dass er keine Verringerung des Sekretgehaltes der letzteren, sondern nur eine Vergrösserung der Körner nach der Fütterung hat feststellen können (l. c., S. 202). Da Arnold und ich eine sehr deutliche Verringerung des Sekretgehaltes nach der Fütterung festgestellt haben, so können St. Hilaire's Gründe nicht richtig sein. Ebenso wie die Sekrettropfen der Körnerkolben, färben sich die Eiweisskörner nicht oder nur schwach mit Neutralrot; die Färbung tritt erst ein, nachdem sie mit Nahrungskörpern verschmolzen sind. Die Bilder, die in St. Hilaire's Ausführungen derartige Verschmelzungserscheinungen illustrieren, können ohne Schwierigkeiten als Agglutination zwischen den Sekrettropfen untereinander und mit den Nahrungskörpern gedeutet werden (Fig. 17—30, 41, 44, 67, 146—147, 166, 172—173, 179 u. s. w.).

Wir sahen, dass das Sekret an Schnittpräparaten stark gefärbt ist und es ist beachtenswert, dass auch die agglutinierten Nahrungsmassen sich als stark chromophil erweisen. An den Schnittpräparaten, die z. B. mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, findet man, dass sowohl das Körnerkolbensekret, wie auch die Nahrungsvakuolen schwarz gefärbt sind. Das kann keine Zufälligkeit sein, sondern dürfte darauf beruhen, dass die Nahrungskörper entweder bereits im Darmlumen oder erst nach der Einverleibung im Darmsyncytium in das Körnerkolbensekret eingehüllt werden. Da das Körnerkolbensekret ausserdem in seinen Färbungseigenschaften mit dem erythrophilen Körpersekret völlig übereinstimmt, so hat es wahrscheinlich auch dessen stark klebende Eigenschaft (Wilhelmi). Darauf deutet schliesslich auch die Konsistenz des Kotes hin, der als zusammenhängende oft hautartige Massen ausgestossen wird, die gern an den Glaswänden des Aquariums festkleben. Der Stoff, der auf diese Weise die Defäkationspartikel verbindet, stammt sicherlich von den Körnerkolben, die ja auch zur Zeit der eintretenden Defäkation, d. h. etwa einen Tag nach der Fütterung, ihr Entleerungsmaximum haben (vergl. S. 41).

Die Ansicht über die Bedeutung des Körnerkolbensekretes, zu der wir auf

indirektem Wege gelangt sind, könnte somit wie folgt formuliert werden: *Es wirkt wie ein klebriges, schwellbares Verbindungsmittel mit vielseitiger Aufgabe:*

1. *Die festen Partikel in der Nahrung zu agglutinieren und dadurch ihre Einverleibung in das digerierende Plasma zu erleichtern.*

2. *Die im Plasma liegenden kleineren Nahrungsklumpen und Partikel mit einander zu verkitten und durch Wasserabsorption die Bildung von Nahrungsvakuolen zu veranlassen oder zu erleichtern.*

3. *Die Kotpartikel zu verbinden und dadurch die Defäkation zu erleichtern.*

Zum Schluss soll noch ein eigentümlicher Umstand im Bezug auf die Körnerkolben bei *Uteriporus vulgaris* erwähnt werden. Ich habe nämlich nach Vitalfärbung mit Neutralrot in dessen Körnerkolben grössere oder kleinere rote Bläschen neben den gewöhnlichen ungefärbten eingestreut gefunden. Ein solcher Körnerkolben ist in T. II, F. 1 *a* abgebildet. Die roten Körnerkolbentröpfchen treten jedoch erst auf, nachdem das Tier nach der Färbung einige Zeit in reinem Wasser gelebt hat. Ich bemerkte sie deshalb in einem Falle erst mehrere Wochen nach der Färbung; es ist jedoch möglich, dass eine schwache Färbung sich bereits früher gezeigt hatte, obwohl mir dieselbe nicht aufgefallen war. Bei der Fütterung verschwinden diese roten Tröpfchen nur sehr langsam. Wir werden nachher gleiche Färbungserscheinungen bei *Phaenocora unipunctata* sehen und bei der Gelegenheit ihre wahrscheinliche Bedeutung und Entstehung diskutieren.

H. **Assimilation und Nahrungstransport.**

Die von den Planarien aufgenommene Nahrungsmasse macht, wie die obigen Ausführungen gezeigt haben, nur langsame Umwandlungen durch. Wenn z. B. die Planarien mit Blut gefüttert werden, so nehmen die Darmzellen unter Volumenvergrösserung und Syncytienbildung zuerst die gelösten Stoffe, also das Blutplasma mit dessen Gehalt an gelösten Eiweisstoffen auf. Die festen Bestandteile, d. h. die Blutkörperchen, werden durch das Sekret der Körnerkolben zusammengeballt und in das Syncytium inkorporiert. Ihre wasserlöslichen Stoffe werden teilweise in den Nahrungsvakuolen extrahiert und diffundieren in das Plasma aus. Die im Syncytium inkorporierten Fettröpfchen werden, ebenfalls unter Vakuolenbildung, sehr langsam verdaut. Im Plasma müssen, aller Wahrscheinlichkeit nach, teils aus dem Darmlumen, teils aus den Nahrungsvakuolen kommende, gelöste Nährstoffe ackumuliert werden. Der grösste Teil der Nahrungsstoffe wird im Darmplasma aufgespeichert, nur ein Teil diffundiert in das Parenchym oder andere Gewebe hinaus und wird hier aufgespeichert. Das zuerst sichtbare Resultat der Assimilation muss sich offenbar in der Form von Eiweisskörpern oder Fettröpfchen im Plasma zeigen. Dabei können früher vorhandene Plasmaelemente, die Eiweiss- bezw. Fettcharakter haben, ver-

grössert werden oder es können sich auch neue derartige Plasmaelemente, wahrscheinlich um präexistierende Mikrosomen, bilden. Während des Assimilationsprozesses sieht man im Plasma oft kleine, vital färbbare Blasen, die, wenigstens zum Teil, aus Lösungsprodukten der Nahrungsvakuolen gebildet sein könnten (vergl. S. 38) und also Stapelpunkten der Assimilation entsprechen.

Man fragt sich nun, wie der Nahrungsübergang zum Parenchym oder anderen, den Darm umgebenden Geweben zu erklären ist. Vollzieht er sich auf osmotischem Wege oder befinden sich im Parenchym vielleicht amöboide Wanderzellen, welche die Assimilationsprodukte direkt von den Darmzellen aufnehmen und sie in die einzelnen Teile des Tierkörpers transportieren? Die letztere Möglichkeit lässt sich leicht prüfen. Wenn man die Nahrungsmasse stark mit einem nicht vitalen Farbstoff färbt, so werden im Plasma der Darmzellen gefärbte Assimilationsprodukte abgelagert, deren Weiterbeförderung durch amöboide Wanderzellen sich leicht würde verfolgen lassen. Ich habe eine Anzahl grosse *Dendrocoelum* erst eine Hungerperiode von mehreren Wochen durchmachen lassen und sie dann mit mit Scharlach R. gefärbtem Butterfett oder Mehlwurmfett gefüttert. Ungeachtet dessen, dass die in den Darmzellen abgelagerten Fettröpfchen stark gefärbt waren, bildeten sich im Parenchym nur ungefärbte Fettröpfchen. Erst am dritten Tage nach der Fütterung zeigten sich im Parenchym grössere Fettmengen. Ich konnte nicht feststellen, dass die Fettröpfchen im Parenchym durch Mitwirkung von Wanderzellen umhertransportiert wurden. Die Fettröpfchen zeigten sich zuerst in der engsten Umgebung des Darmes als kleine Tröpfchen, die sich schnell vergrösserten oder zu grösseren verschmolzen (vergl. Textfig. 1, n). Auch in den peripheren Körperteilen traten ungefähr gleichzeitig kleine Tröpfchen auf. Die Fettbildung im Parenchym hat durchaus den Charakter eines Diffusionsprozesses, wobei die löslichen Fettkomponenten in das Parenchym hinausdiffundieren und neue Fettröpfchen bilden. Auch Arnold hat nicht den Beweis dafür erbringen können, dass vom Darm zum Parenchym ein direkter Transport der Nahrungssubstanzen möglich ist; die einzige Figur, die er als Beweis für seine Ansicht gibt (T. 17, Fig. 2), wirkt nicht sehr überzeugend. Es ist auch nicht wahrscheinlich, dass freie Parenchymzellen den Nahrungstransport vermitteln. Das Schnittpräparat ergibt keinen Beweis dafür, dass die Zellen in der nächsten Umgebung des Darmes etwas anderes als fixe Parenchymzellen sind. Wenn sie somit gewöhnlich nicht als Stoffträger zu dienen scheinen, so könnte man sich indessen denken, dass sie die Fähigkeit besitzen, fremde Partikel, die aus irgend einer Veranlassung in das Parenchym gelangt sind, aufzunehmen, sich frei zu machen und zu Wanderzellen zu werden, die die fremden Partikel in Körperteile transportieren, wo sie ausgeschieden werden können. Es ist jedoch äusserst schwer, diese Frage auf experimentalem Wege zu entscheiden. Ich habe z. B. versucht, feinverteiltes Karmin dem Parenchym bei *Dendrocoelum* einzuimpfen; eine in Karmin getauchte Nadel wurde schnell gleich hinter der Pharyngealtasche zwischen die hinteren Hauptdärme gesteckt. Nur in einigen Fällen glückte die Einimpfung und erfolgte eine Schliessung der Wunde. Es zeigten sich jedoch

keine weiteren Transporte des Farbstoffes. Das Karmin sammelte sich bald in den nächstgelegenen Partien des Darmes und wurde nachher bei der Defäkation ausgeschieden. Es gelang mir jedoch nicht völlige Klarheit darüber zu erhalten, wie das Karmin in den Darm transportiert worden war. Schnittpräparate durch zwei mit Karmin imprägnierte Exemplare zeigen, dass die Karminkörner in kleinen runden Höhlungen des Parenchyms liegen. In jedem Falle zeigt der Schnitt keinerlei Anhäufungen von Zellen in der Nähe der Karminkörner, was man erwarten müsste, wenn wirklich eine Phagocytose der Karminkörner durch amöboide Zellen stattfinden würde.

I. Die Defäkation.

Der Defäkationsakt der Planarien ist hinreichend bekannt. Ich erinnere nur daran, dass die erste Defäkation gewöhnlich 1—2 Tage nach der Fütterung eintrifft, oft von einigen schwächeren Defäkationen während der folgenden Tage gefolgt, und dass man bei jedem Defäkationsakt zwei Momente unterscheiden kann:

1) *Das Einpumpen von Wasser,* wobei der Darm durch pumpende Bewegungen des herausgestreckten Pharynxrohrs — einwärts peristaltisch fortschreitende Kontraktionen — mit Wasser gefüllt wird.

2) *Das Herauspressen des Kotes*, durch wiederholte, kräftige Kontraktionen der ganzen Körpermuskulatur.

Schwieriger ist es jedoch die Prozesse, durch welche der Kot gebildet wird und in den Darm gelangt, zu verfolgen. Man fragt sich: liegt das Defäkationsmaterial schon im Darmlumen, wenn die Defäkation eintrifft? In einem solchen Falle wäre der Energieverbrauch bei dem Defäkationsakt unnötig gross. Wenn man die Tiere hierbei beobachtet und sieht, wie der Darminhalt mit grosser Kraft zu verschiedenen Malen hin und zurück gepresst wird, bis die schliessliche Expulsion eintritt, so bekommt man sofort die Vorstellung, dass die Fäcespartikel zuerst aus dem Darmepithel herausgerissen werden müssen.

Dies wird auch durch die Beschaffenheit des Kotes bestätigt. In einer feinkörnigen Grundmasse liegen unverdaute Nahrungsreste (Wurmborsten, Muskelfasern, Fettropfen u. s. w.), grössere Ballen eines körnigen Materials, Flüssigkeitsblasen mit oder ohne feste Körner, nadel- oder stäbchenförmige Kristalle, runde oder unregelmässige Konkremente und zuletzt Plasmaportionen oder ganze mehr oder weniger nekrotische Darmzellen. Wenn man die starke Reibung erwägt, welcher das Defäkationsmaterial ausgesetzt ist, so ist es in der Tat bemerkenswert, dass der Kot so viele ganze Zellen oder definierbare Bestandteile der Zellen enthält. Ein grosser Teil des Kotes muss jedenfalls bei den Muskelkontraktionen stark verändert und zerknetet worden sein.

Der Kot wird also, nach meiner Ansicht, nicht oder nur zum kleinsten Teil durch passives Bersten und Entleerung der Darmvakuolen gebildet, wie es gewöhnlich dargestellt wird. Es ist freilich wahr, dass die Vakuolen oft eine solche Grösse

erreichen, dass ein Bersten der dünnen Vakuolwand fast überhängend scheint. An Schnitten kann man bisweilen eine offene Kommunikation zwischen Vakuolen und dem Darmlumen beobachten (vergl. auch Böhmig, Wilhelmi u. a. Verf.). Eben hier dürften aber Schnittpräparate recht wenig beweisend sein, um so mehr als man das Darmlumen gewöhnlich ganz leer findet. Ich habe oft lebende Darmzellen beobachtet, welche riesengrosse Vakuolen enthielten, habe jedoch nie ein Bersten der Vakuolen beobachtet, so lange die Zellen völlig vital waren. Wenn die Vakuolen, sobald sie eine gewisse Grösse erreicht haben, ihren Inhalt durch Bersten in das Darmlumen entleeren würden, wie erklärt es sich dann, dass die Vakuolenbildung bei den Hungertieren solche extreme Proportionen annimmt? Ich sehe keine andere wahrscheinliche Erklärung dafür als die, dass die Hungertiere nicht defäcieren und dass das Darmepithel also nicht den starken Reibungen ausgesetzt ist, die bei den wohlgenährten Tieren ganze Zellen oder Plasmaportionen wegreissen und die Vakuolen zerpressen, ehe diese ihre völlige Entwicklung erreicht haben.

Der Defäkationsakt hat also zur Aufgabe, nicht nur den Kot herauszutreiben, sondern auch das Defäkationsmaterial im Darme zu sammeln. Durch die starken Muskelkontraktionen und Pressungen werden die Körnerkolben abermals entleert und ihr Sekret verkittet die Kotpartikel zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Kotmasse.

IV. Die Verdauung bei den Rhabdocölen.

A. **Der allgemeine Bau des Darmkanals.**

Der Bau des Verdauungsapparates ist bei den Rhabdocölen weniger gleichförmig als bei den Tricladen. Dies gilt vor allem für den *Pharynx*, von welchem man, laut der Einteilung v. Graff's, zwei Grundtypen unterscheidet: den einfachen (Pharynx simplex) und den zusammengesetzten (Pharynx compositus). Der erstere, der keine eigene Muskulatur besitzt und ganz einfach aus einem Rohr besteht, welches Mundöffnung und Darm verbindet, ist für einen grossen Teil einander nahestehender Gattungen (*Catenula*, *Stenostomum*, *Microstomum*, *Macrostomum*) charakteristisch. Der zusammengesetzte Pharynxtyp dagegen ist durch seinen mehr oder weniger komplizierten, muskulösen Bau gekennzeichnet. In den meisten Fällen ist er durch ein Muskelseptum von dem Mesenchym deutlich abgeschlossen (Pharynx bulbosus) und kann dann bald die Form einer Ringfalte mit rosettenförmig angeordneten Drüsen haben (Ph. rosulatus bei *Typhloplanidae, Polycystididae, Gyratricidae* u. a. Familien), bald wie eine Tonne aussehen (Ph. doliiformis bei *Dalyellidae* und einige kleinere Familien), bald ist er wieder in hohem Grade beweglich und formveränderlich (Ph. variabilis bei den Allöocölen [1]). In anderen Fällen fehlt ein Muskelseptum und der Pharynx hat dann dasselbe Aussehen wie bei den Tricladen und Polycladen (Ph. plicatus bei einigen Allöocölen). Näheres über diese verschiedenen Pharynxtypen, siehe v. Graff 1907 (S. 2096—2120).

Auch betreffs des Aussehens des *Darmes* herrscht eine grosse Verschiedenheit zwischen Formen mit einfachem und zusammengesetztem Pharynx. Bei den ersteren — Sect. *Hysterophora* (v. Graff) mit Ausnahme des Genus *Prorhynchus* — gibt es ein geräumiges Darmlumen und das Darmepithel ist im Schnitt immer von diesem deutlich abgegrenzt; ebenso sind die Epithelzellen gut von einander und vom Mesenchym abgegrenzt. Eine besondere Darmmuskulatur ist oft vorhanden (T. I, F. 1). —

[1] Diese werden von v. Graff den eigentlichen Rhabdocölen zugeordnet, mit welchen sie die Ordnung *Rhabdocoelida* bilden. Nach v. Hofsten (1907, 1910) sind die Allöocölen jedoch näher mit den Tricladen als mit den Rhabdocölen verwandt, weshalb die Ordnung *Rhabdocoelida* aufgegeben werden muss. Da diese systematischen Streitfragen in der vorliegenden Zusammenhang keine Rolle spielen, erlaube ich mir die Allöocölen zusammen mit den Rhabdocölen zu behandeln, um so mehr als nur wenige Beobachtungen über die ersteren gemacht werden konnten.

Bei den letzteren ist das Darmlumen immer eng und oft von Plasmabrücken durchzogen; die Epithelzellen sind undeutlich abgegrenzt und mehr oder weniger syncytiiert. Am weitesten geht diese Syncytiierung des Darmepithels bei den Polycystididen, wo man im Schnitt oft kein eigentliches Darmlumen beobachtet, so durchsetzt ist dieses von Plasmabrücken (Textfig. 3; T. I, F. 2). Auch die Grenze des Darmepithels nach aussen (gegen das Mesenchym) ist oft mehr oder weniger unscharf. Bei *Phaenocora* habe ich im Schnitt beobachtet, dass die dorsoventralen Muskeln oft quer durch das Syncytium verlaufen (T. I, F. 3; vergleiche auch Luther 1921). Bei den Polycystididen scheint das Darmsyncytium um andere Organe herumzufliessen, was zu der paradoxen, von v. Graff (1882) zuerst bemerkten Tatsache leiten kann, dass diese — z. B. die Geschlechtsdrüsen — bei älteren Exemplaren bisweilen im Darm zu liegen scheinen. Die Kerne des Darmsyncytiums liegen in diesem Falle dicht unter dem Hautmuskelsack (vergl. Textfig. 3). Auch bei besonderen Allöocölen scheint eine ähnliche äusserst starke Syncytiierung des Darmepithels vorzukommen. Böhmig (1890), der ein Paar zur Gattung *Plagiostomum* gehörende Arten, *P. maculatum* und *sulphureum*, untersucht hat, lässt es unentschieden, »ob hier eine aus discreten Zellen bestehende Epithelschicht, oder aber eine Plasmamasse mit Kernen, ein Syncytium, vorhanden ist». Bei einer nahestehenden Form, *Plicastoma bimaculatum*, hat Böhmig (l. c.) besonders interessante Erscheinungen in dieser Beziehung nachweisen können. Die Darmwand bildet hier eine Plasmamasse ohne Zellgrenzen und geht nach aussen hin in ein stark vakuolisiertes Gewebe über, das seinerseits in das Mesenchymgewebe übergeht. So unbestimmt wie die Begrenzung des Darmes nach aussen ist, so diffus ist sie nach innen dem Darmlumen zu, welches von dorsoventralen, anastomosierenden Plasmabrücken durchzogen ist. Im vorderen Teil des Darmes finden wir jedoch, nach Böhmig, eine eigentümliche, stark mäandrische Faltung der Darmwand; ihre innere Grenzschicht ist verdichtet und »macht schliesslich den Eindruck einer Cuticula, die von feinen Poren durchsetzt und mit kleinen Cilien bedeckt ist». Böhmig nimmt an, dass diese Grenzschicht als Filtrierapparat dient. Das Wasser mit den darin enthaltenen gelösten Stoffen wird von dem unter der Grenzschicht liegenden Syncytium aufgenommen, während die festen

Fig. 3.
Acrorhynchus caledonicus. Teil eines Querschnitts durch den hinteren Teil des Körpers. — *Bm.* Basalmembran. — *Ep.* Epithel mit Rhabditen (schwarz). — *M.* Muskulatur. — *Nk.* Nahrungskörper. — *Sync. K.* Kern des Darmsyncytiums. — Delaf. Hämatox. $^{560}/_{1}$.

Stoffe abfiltriert und erst weiter hinten im Darm in das Syncytium aufgenommen werden. In diesem findet man auch Diatomacéen-Schalen, Kieselnadeln u. s. w. Bevor diese Form näher untersucht worden ist, was sie besonders vom physiologischen Gesichtspunkt aus zu verdienen scheint, dürfte es zu früh sein, sich über die Theorie Böhmig's zu äussern.

B. **Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme.**

Als Nahrungsobjekte kommen laut v. Graff (1908, S. 2573) »in erster Linie Crustacéen (Cladoceren, Ostracoden, Copepoden) in Betracht ... dann Rotatorien ... Ausserdem Infusorien, Hydroiden, Nematoden, Oligochæten (Naididen, Tubificiden, Lumbriculiden) und Bryozoen». Weiter wird vorgehoben, dass der »Kannibalismus», besonders das Fressen von Jungen und kleineren Individen der eigenen oder anderer Arten eine nicht unwesentliche Rolle in der Nahrungsbiologie hierher gehörender Formen spielt.

Hierzu kann angemerkt werden, dass ich betreffs der kleineren Formen immer gefunden habe, dass die Rotatorien die gewöhnlichsten Beuteobjekte ausmachen; so z. B. betreffs *Stenostomum*, *Microstomum*, den *Dalyellia*-Arten u. s. w. Die grösseren Rhabdocölen (die *Mesostoma*-Arten u. s. w.) scheinen dagegen mehr grössere Beuteobjekte anzufallen (Daphnien, Copepoden, Würmer u. s. w.). Die Kost ist jedoch immer von mehr oder weniger gemischter Beschaffenheit. In dem Darme des *Stenostomum* habe ich z. B. oft Protozoen (gewöhnlich Amöben), kleine Würmer (Naiden etz.) und Algen (Diatomacéen, Desmidiéen u. s. w.) gefunden, gewöhnlich in mehr oder weniger reichlichem Detritusmaterial eingebettet. Der geringe Grad von Spezialisierung mit Rücksicht auf der Nahrung, zeigt sich auch darin, dass es im allgemeinen keine Schwierigkeit bietet die Rhabdocölen mit Nahrungssubstanzen, welche sie an ihrem natürlichen Aufenthaltsort nicht antreffen, zu ernähren (z. B. mit Teilen von Regenwürmern, Mehlwürmern, Butterfett u. s. w.).

Eine mit Rücksicht auf die Nahrungsbiologie besondere Gruppe bilden die exclusiven Schlammfresser. Hierher gehören natürlich Formen, welche im Schlamm leben, vor allem Arten der Gattung *Phœnocora*. Bei *Phœnocora unipunctata*, welche ich näher untersucht habe, ist der mit Schlammpartikeln angefüllte Darm graubraun. Wahrscheinlich bildet der Schlamm selbst mit seinem Gehalt an organischen Stoffen, toten Tieren und Pflanzenbestandteilen die eigentliche Nahrung des Tieres. Ganze Beuteobjekte findet man nie in seinem Darm. Man kann *Phœnocora* in einer Glasröhre mit Schlamm ohne irgend welche, wenigstens makroskopisch sichtbaren, anderen Organismen bei guten Ernährungszustand halten. Sie halten sich auch meistens unten im Schlamme auf und kommen in grösserer Anzahl nur über die Schlammoberfläche heraus, wenn das Wasser fault. Scheinbar saugen sie jedoch auch lebende Beutetiere aus. Francotte (1881) behauptet, dass sie *Tubifex*, mit dem sie zusammen leben, überwältigen. Sekera (1911) konnte eine

nahestehende Art mit Tubificid-Blut füttern und stellte fest, dass sie auch Ostracoden überfällt und aussaugt.

In gewissen Fällen ist es zweifelhaft, ob die im Darm antreffbaren fremden Objekte bei der Verdauung wirklich ausgenutzt werden oder ob sie nur unfreiwillig, zusammen mit den ordentlichen Nahrungsobjekten aufgenommen worden sind. So z. B. können manche Algen[1] und andere Organismen in den Darm hineinkommen bei Formen, welche den Rasen von kleinen Tierorganismen abfressen (Rotatorien, Vorticellen u. s. w.), die auf *Lemna*-Blätter u. s. w. vorkommen. Ich habe aber im allgemeinen nicht beobachten können, dass diese Algen deutliche Spuren von Verdauung zeigen. Manchmal kann man jedoch beobachten, dass das ganze Darmepithel bei *Stenostomum* einen schwachen gelbgrünen Farbenton hat, was darauf hindeuten könnte, dass eine Verdauung von Algenorganismen wirklich stattfindet.

Auch ist es zweifelhaft, ob Nematoden, gewisse Infusorien u. a., die im allgemeinen zu den Saprozoen gehören oder eine mehr kommensalische Lebensweise führen und die manchmal in dem Darm der Rhabdocölen antreffbar sind, wirklich zu den Nahrungsobjekten gehören. In allen Fällen, in welche ich solche Organismen bei den untersuchten Rhabdocölen beobachtet habe, sind die ersteren *lebend* gewesen. Es ist übrigens bekannt, dass die Rhabdocölen nicht selten mit parasitierenden Organismen verschiedener Sorten (meistens Sporozoen) behaftet sind, welche sowohl in dem Darm als auch in anderen Organen antreffbar sind.

Betreffs der Weise, auf welche die Beuteorganismen aufgenommen oder ausgenützt werden, mag folgendes hervorgehoben werden. Charakteristisch für alle Formen mit *einfachem* Pharynxtypus und weitem Darmlumen ist es, dass die Nahrungsobjekte *ganz verschluckt* werden. Der wenig muskulöse Pharynxtyp bei diesen Formen erlaubt wohl kaum das Ausüben einer Saugwirksamkeit. Gewöhnlich werden die Nahrungsobjekte, wenigstens kleinere solche, durch kräftig schlagende Flimmerhaare am Mundrande in den Rachen gewirbelt und werden, nachdem sie in grösseren oder kleineren Mengen gesammelt sind, auf einmal verschluckt (Ott 1892). Grössere Beuteobjekte, Rotatorien oder dergl., welche verschluckt werden sollen, setzen natürlich einen hohen Grad von Erweiterungsfähigkeit bei dem Pharynx voraus.

Ganz anders wird das Verhalten bei Formen mit *zusammengesetztem* Pharynxtyp. Diese *saugen* gewöhnlich ihre Beute aus. Speziell gilt dies für Rhabdocölen mit *rosettenförmigem* Pharynx; tatsächlich habe ich nie ganze Beuteorganismen in deren Darm angetroffen (mit Ausnahme von kleineren Algenorganismen; vergl. jedoch oben), weshalb sie ausschliesslich darauf hingewiesen zu sein scheinen ihren Raub auszu-

[1] Hier wird natürlich von Formen mit Zoochlorellen (*Castrada*-Arten u. s. w.) oder solchen, welche *normal* beinahe ausschliesslich von Algen leben, abgesehen, z. B. *Promesostoma murmanicum* (laut v. Graff 1908, S. 2572). Die Behauptung v. Graff's, dass *Acrorhynchus caledonicus* zu den »Phytophagen» zu rechnen sein sollte, ist dagegen sicher unrichtig. Ich habe in seinem Darm nie etwas anders als Fragmente von *animalischen* Nahrungsobjekten angetroffen (vgl. Textfig. 13 *b*).

saugen. v. Graff (1907) beschreibt anschaulich, wie *Mesostoma Ehrenbergii* Wasser in den Darm pumpt (S. 2103—04). Dieser Beschreibung nach ist es erwähnenswert, dass das Wasser in den Pharynx (durch Retraktion des Pharynx unter Ausweitung des Pharynxmundes) aus der Pharyngealhöhle eingezogen wird. Dasselbe dürfte auch für die Nahrung gelten.

Bei den mit dem *tonnenförmigen* Pharynxtyp versehenen Dalyelliden beobachtet man dagegen nicht selten ganze Beutetiere (Rotatorien u. s. w.) in dem Darme. Dieses dürfte im Zusammenhang damit stehen, dass der Pharynx bei diesen Formen dehnbarer ist als bei dem rosettenförmigen Pharynxtyp. Wenigstens ist er mit kräftigen, schrägverlaufenden eigenen Pro- und Retraktormuskeln versehen, welche bei ihrer Kontraktion nicht nur eine Pro- bezw. Retraktion des Pharynx, sondern auch eine Ausdehnung desselben verursachen müssen. Dabei sind die Radialmuskeln bedeutend kräftiger als in dem rosettenförmigen Pharynx.

Nach dieser kurzgefassten Übersicht über Nahrungsstoffe und Nahrungsaufnahme bei den Rhabdocölen gehen wir weiter und versuchen uns eine nähere Kenntnis von den Drüsen und Zellen zu verschaffen, welche im Zusammenhange mit der Verdauungswirksamkeit stehen.

C. Drüsenzellen im Pharynx.

Auf der Mundkante und im Pharynx münden immer mehr oder weniger zahlreiche Drüsenzellen ein. Die meisten von diesen sondern Schleim ab. Auf Schnittpräparaten färben sich diese äusserst intensiv mit Mucikarmin. Man kann auch den Schleim bei lebenden Tieren färben, wenn man die Tiere in einer Alizarinlösung verweilen lässt. So findet man oft die ganze Innenseite des Pharynxrohres bei *Stenostomum* mit einem blaugefärbten Schleimlager bekleidet. Bei den Dalyelliden wird dagegen nur der freie Greifwulst des Pharynx mit Alizarin intensiv blau gefärbt. Diese Verschiedenheit kommt daher, dass die Schleimdrüsenzellen bei *Stenostomum* der ganzen Länge des Pharynxrohres nach einmünden, während sie bei den *Dalyellia*-Arten nur auf dem Greifwulste münden. Auch bei *Mesostoma*, *Strongylostoma*, *Gyratrix* u. a. findet man nach Alizarinbehandlung mehr oder weniger stark gefärbte Sekretringe an und innerhalb der Pharynxlippe, wo die Schleimdrüsen ausmünden. Bei *Mesostoma* kann man nebenbei oft gefärbte Sekretstriche beobachten, welche der Innenseite des Pharynx folgen und nach innen gegen den Darmmund konvergieren.

Auf Schnittpräparate findet man ausser diesen mehr oder weniger stark cyanophilen Schleimdrüsen auch Drüsenzellen, welche sich stark mit Eosin und Säurefuchsin färben. Man hat infolge des Verhaltens der Drüsenzellen zu Hämatoxylin bezw. zu Eosin oft eine Einteilung der Drüsenzellen in Schleimdrüsen gegründet, welche cyanophil, und Speichel- (oder Eiweiss-) drüsen, welche erytrophil sein sollten. Die ersteren enthalten dabei in der Regel ein mehr homogenes, die letzteren ein kör-

niges Sekret. Wie v. Graff betont (1907 S. 2102), kann indessen die Verschiedenheit im Verhalten zu den Farbstoffen auf Änderungen in der chemischen Zusammensetzung eines und desselben Sekrets beruhen.

Hierfür sprechen auch seine und meine eigenen Beobachtungen über die Pharyngealdrüsenzellen bei *Microstomum*. v. Graff (1882) unterschied zwei verschiedene Typen von »Pharyngealzellen»: 1) feinkörnige, stark mit Hämatoxylin färbbare Zellen, 2) ähnliche, jedoch blassere Zellen, zum grössten Teil von einer stark lichtbrechenden, homogenen Substanz angefüllt, die nur um den basal gelegenen Kern herum eine körnige Substanz enthalten. Die Frage, ob hier wirklich Zellen mit zwei verschiedenen Funktionen vorliegen, oder ob die homogenen Zellen bloss ein Entwicklungsstadium der granularen sind, lässt v. Graff offen. Er erwähnt jedoch, dass bei der Neubildung des Pharynx bei Teilindividuen die Drüsenzellen des Typus 2) zuerst und in grösserer Menge auftreten, was vielleicht so ausgelegt werden könnte, dass sie ein frühzeitigeres Entwicklungsstadium der granularen Drüsenzellen darstellen.

Auch ich habe bei dieser Art zwei Sorten Drüsenzellen beobachtet, von ungefähr demselben Aussehen wie v. Graff beschrieben hat. Die granularen Zellen sind weit zahlreicher, grösser (9—15 μ im Durchschnitt am Basis) und mit längeren Ausführungsgängen als die homogenen Zellen versehen. Die letzteren färben sich stark mit Mucikarmin, die ersteren mit Delafield's Hämatoxylin (braunschwarz, schwächer mit anderen Hämatoxylinsorten), was besonders für die grösseren, sekretgefüllten Zellen gilt (vergl. T. I, F. 4). Die granulären Zellen färben sich indessen auch mit Säurefuchsin. Gewöhnlich färbt sich nur der basale, um den Kern herumliegende, feinkörnige Teil des Plasmas, dagegen nicht die Sekretkörner mit Säurefuchsin. In anderen Fällen kommen sowohl in den Zellen als in deren Ausführungsgängen kleinere, schwach rotgefärbte Sekretkörner vor. Zwischen diesen Typen findet man verschiedene Übergangsstadien. Es geht hieraus hervor, dass das Sekret in den Granularzellen sowohl mit Hämatoxylin als auch mit Säurefuchsin gefärbt werden kann, je nach verschiedenen Funktionszuständen. Tatsächlich weiss man, dass Mucingranula von Hämatoxylin gefärbt werden, was bei Mucinogen dagegen nicht der Fall ist. Es ist deshalb wohl anzunehmen, dass die stärkere Färbbarkeit mit Säurefuchsin das Vorstadium der eigentlichen Sekretion kennzeichnet; während der späteren Periode wieder färben sich die Zellen hauptsächlich mit Hämatoxylin, dagegen nur schwach mit Säurefuchsin.

Die gewöhnliche mikroskopische Kontrastfärbung gibt also kaum einen sicheren Anhaltspunkt für die Beurteilung des Charakters des Sekrets in den verschiedenen Drüsenzellen. Ausserdem scheint eine und dieselbe Drüsenzelle etwas verschiedenartige Sekretsorten absondern zu können. Dieses geht aus den Resultaten bei Vitalfärbung hervor. Untersucht man die Pharyngealdrüsenzellen bei neutralrotgefärbten *Microstomum*, so findet man dicht über dem basal liegenden Zellkern eine stark rote Masse (Texfig. 4 a_1—a_2). Mit schwächeren Vitalfarbstoffen erzielt man geringere Farbausfällungen, wodurch dann die umgebenden Bildungsvakuolen deutlicher hervortreten. Bei ausgepressten Drüsenzellen findet man oft mehrere kleine Vakuolen, die

bei Neutralrotfärbung rote Körner enthalten. Bei lebenden vitalgefärbten Tieren treten die Drüsenausführungsgänge oft als von der Mundöffnung strahlenförmig ausgehende, rotkörnige Linien auf. Dieses fällt auch bei *Stenostomum*, *Macrostomum* u. a. auf. Wenn man die Tiere in reinem Wasser hält, so verschwindet die Färbung nach einiger Zeit sowohl in den Vakuolen als auch in den Drüsenausführungsgängen.

Noch interessantere Resultate mit Vitalfarbstoffen habe ich mit Rücksicht auf die Pharyngealdrüsenzellen bei *Mesostoma lingua* und zahlreiche andere Formen

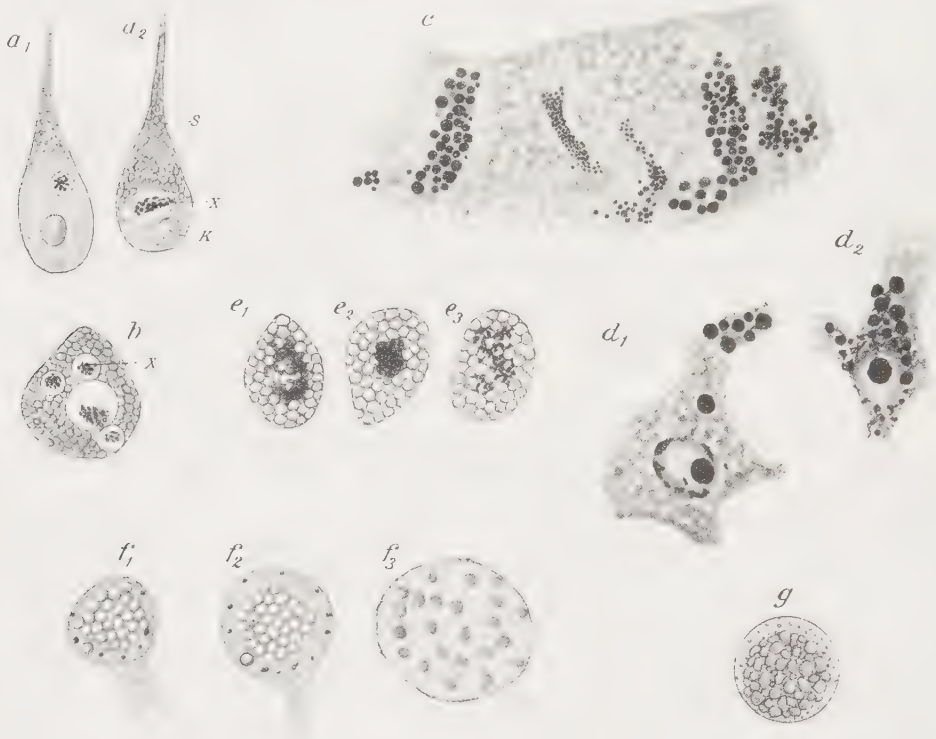


Fig. 4.

a_1—a_2 *Microstomum lineare*. Pharyngealdrüsenzellen nach vitaler Färbung (Brillantkresylblau). — a_1 sekretarme, a_2 sekretgefüllte Zelle (*K* Kern, *S* Sekret, *X* gefärbte Masse). — *b Rhynchomesostoma rostratum*. Gewöhnliche Pharyngealdrüsenzelle nach vitaler Färbung (*X* gefärbtes Sekret). — *c*—e_3 *Phænocora unipunctata*; *c* Querschnitt mit Körnerkolben in verschiedener Sekretionstätigkeit. Eisenhämatox. — Säurefuchsin $^{650}/_1$; d_1 – d_2. Basale Teile einiger Körnerkolben, stärker vergrössert. Eisenhämatox. — Säurefuchsin $^{1200}/_1$; e_1—e_3. Körnerkolben nach vitaler Färbung (Methylenblau). — f_1—*g Stenostomum leucops*; f_1—f_3 Körnerkolben, Veränderungen in Wasser; *g* Exkretzelle aus der Darmwand (»braune Drüse»).

mit Rosettenpharynx erhalten. Wenn *Mesostoma lingua* eine kurze Zeit (einige Stunden) in einer schwachen Neutralrotlösung lebt, so färben sich regelmässig zwei lateral liegende grosse Drüsenzellen und deren Ausführungsgänge intensiv rot (T. II, F. 2). Dagegen verhalten sich die übrigen Pharyngealdrüsen den Vitalfarbstoffen gegenüber ebenso wie bei den früher beschriebenen Formen. Nirenstein (1920) hat bereits früher (vor 1913?) eine gleiche Beobachtung gemacht. Wir lesen nämlich bei ihm (S. 237): »Als Beispiel» (Vitalfärbung präexistierender Granula) »erwähne

ich einen Befund, den ich bei *Mesostoma Ehrenbergii* nach Vitalfärbung mit Neutralrot regelmässig erheben konnte: Von den Drüsenzellen des Pharynx waren regelmässig zwei Zellen, je eine rechts und links von der Medianlinie gelegen, von rot gefärbten Körnern dicht erfüllt. Die betreffenden Granula waren schon am ungefärbten Tier zu erkennen». Ich kann den Befund Nirenstein's bei *Mesostoma Ehrenbergii* bestätigen. Diese Drüsen, die ich ihrer Lage nach *Lateraldrüsen* nennen will, sind aber bei *M. lingua* noch grösser und stärker hervortretend. Ich habe sie weiterhin bei allen übrigen untersuchten Typhloplaniden-Gattungen wiedergefunden: bei *Rhynchomesostoma* (sp. *rostratum*), *Strongylostoma* (sp. *radiatum*), *Castrada* (sp. *Hofmanni*), *Bothromesostoma* (sp. *personatum*). Bei *M. productum* habe ich eine eigentümliche Abweichung konstatiert. Hier sind es nämlich nicht weniger als 5 solche mit Neutralrot stark färbbare Drüsenzellen, welche von der Pharynxlippe in gleichem Abstand von einander ausstrahlen. Dieses Verhältnis bildet aber eine Ausnahme von der Regel betreffs der Typhloplaniden.

Bei den zu der Familie *Polycystididae* gehörenden Gattungen *Acrorhynchus* (sp. *caledonicus*) und *Polycystis* (sp. *nägelii*) habe ich ebenso regelmässig eine Gruppe von 4 kreuzweise entgegengesetzte Drüsenzellen im Pharynx beobachtet, welche mehr oder weniger stark mit Neutralrot gefärbt werden (T. II, F. 12; Textfig. 13 *e*). Nach ihrer charakteristischen Stellung zu einander nenne ich sie *Kreuzdrüsen*. Zwei liegen lateral, die beiden anderen median im Pharynx. Die Drüsenzellen liegen etwas unterhalb der æquatorialen Pharyngealfläche und münden mit langen, schmalen Ausführungsgängen auf dem freien Pharyngealrande. Nur in dem basalen Teil der Drüsenzellen verbleibt eine kleine Plasmapartie mit dem Kern ungefärbt, oft jedoch von umherliegenden gefärbten Sekrettröpfchen verdeckt, die im übrigen Teile dicht gedrängt liegen. Bei der dritten zu der Familie *Polycystididae* gehörenden Gattung *Phonorhynchus* scheinen die Kreuzdrüsen indessen zu fehlen oder sie haben wenigstens nicht die starke Vitalfärbbarkeit, welche die vorher genannten Gattungen charakterisiert.

Bei anderen untersuchten Repräsentanten für die Rhabdocölen-Gattungen, wo es Rosettenpharynx gibt, z. B. *Astrotorhynchus bifidus* (Familie *Astrotorhynchidae*), *Gyratrix hermaphroditus* (*Gyratricidae*), *Hyporcus venenosus* (*Trigonostomidae*), habe ich keine solche mit Neutralrot stärker hervortretenden Drüsenzellen im Pharynx beobachtet. In den gewöhnlichen Pharynxdrüsen aber kommen wie bei den vorher genannten Formen mehr oder weniger sparsam Sekretkörner vor, welche mit Neutralrot gefärbt werden.

Auch mit Hilfe von anderen Vitalfarbstoffen als Neutralrot kann man die Lateral- und Kreuzdrüsen leicht darstellen. So werden sie intensiv mit Bismarckbraun und Brillantkresylblau gefärbt (dagegen nur unbedeutend oder gar nicht mit Methylenblau).

Die Lateraldrüsen und Kreuzdrüsen sind von den Turbellarien-Anatomen nicht beobachtet oder beschrieben worden. Die Erklärung hierfür liegt darin, dass ihr Drüsensekret sich durch die gewöhnliche histologische Kontrastfärbung (z. B. Häma-

toxylin-Eosin) scheinbar nicht in irgend einer abweichenden Weise färbt. Dieses ist, meiner Ansicht nach, ein weiterer Beweis für die Unbrauchbarkeit dieser Metode Drüsensekret von verschiedenem Charakter deutlich auseinander zu halten. Nur nach einer genaueren Untersuchung von Schnittpreparaten, welche mit Eisenhämatoxylin (oder Hämalaun)- Säurefuchsin gefärbt sind, habe ich Zellen gefunden, welche ich als identisch mit den vital färbbaren Drüsenzellen bezeichne. Sie werden von Säurefuchsin gefärbt, jedoch nicht stärker als andere Drüsenzellen im Pharynx.

Auch bei lebenden Tieren kann man ohne Vitalfärbung die Lateraldrüsen kaum mit voller Sicherheit von den übrigen Pharyngealdrüsen unterscheiden, wenigstens bei älteren Exemplaren, wo die letzteren in ihrer ganzen Grösse entwickelt sind. Textfig. 4 *b* stellt eine gewöhnliche Pharyngealdrüsenzelle dar, die aus einem mit Neutralrot vital gefärbten älteren Tier ausgedrückt wurde (*Rhynchomesostoma rostratum;* die Pharyngealdrüsen bei *M. lingua* sehen genau ebenso aus). Unter einer Menge ungefärbter Schleimgranula (sie färben sich an Schnitten stark mit Mucikarmin) sieht man einige Vakuolen mit unregelmässigen, rotgefärbten Sekretklümpchen. Diese Drüsen sondern somit Schleim sowie eine geringere Menge vital färbbaren Sekretes ab. Bei mit Neutralrot gefärbten Exemplaren findet man in dem freien Pharynxrande oft feine, radiierende, rote Körnerbündel, die wahrscheinlich von vital färbbaren Granula in den Ausführungsgängen der Pharyngealdrüsen gebildet werden. Auch die ausserhalb des Pharynx gelegenen Drüsen sondern ein Schleimsekret ab, in dem jedoch oft eine grössere Anzahl Neutralrot-Granula vorkommt. *In den Lateraldrüsen dagegen bildet sich kein Schleim, sondern hier entstehen ausschliesslich vital färbbare Granula.*

Ich habe die Lateraldrüsen bei Jungen von *Mesostoma lingua* näher studieren können, welche in einem mit Neutralrot vital gefärbten Mutterindividuum zur Entwicklung gekommen waren. Die Jungen waren ganz ungefärbt, mit Ausnahme der Lateraldrüsen, welche mehr oder weniger intensiv gefärbt waren. Manchmal war, bei ein und demselben Exemplar, die eine Lateraldrüse bedeutend schwächer gefärbt als die andere.

Die Färbbarkeit steht in deutlichem Zusammenhange mit der Sekretmenge (vgl. T. II, F. 3 *a* und *b*). Während die stark gefärbten Drüsenzellen in voller Sekretionswirksamkeit sind, bezeichnen die schwächer gefärbten Zellen das Anfangs- oder Schlusstadium der Sekretion. In einer solchen schwach gefärbten Lateraldrüsenzelle tritt die vakuoläre Struktur des Plasmas sehr deutlich hervor. Sowohl in den Vakuolen als auch im Plasmaretikulum beobachtet man mehr oder weniger stark gefärbte Sekretkörner. Der grosse durchscheinende, meistens basal gelegene, etwas ovale Kern (Länge 12 µ) enthält einen grossen Kernkörper (4,5 µ). Die Lateraldrüsenzellen unterscheiden sich bei den Jungen von den übrigen Pharyngealdrüsen durch ihre Form, Grösse (Br. ca. 50 µ) und ihre deutlichen Ausführungsgängen.

Es ist sehr interessant, dass ganz ähnliche Drüsen auch bei gewissen *Hirudineen* angetroffen worden sind. Da die Peripharyngealdrüsen (»Speicheldrüsen») bei diesen Tieren zerstreut um den Pharynx herumliegen, kommen sie bei *Haementeria* als 2 Paar

grosse Pakete vor, deren Ausführungsgänge in den erweiterten Basalteil des Rüssels einmünden. Diese Drüsen werden mit Neutralrot intensiv rot gefärbt (Kowalevsky 1901). Welche spezielle Bedeutung ihr Sekret besitzt ist jedoch völlig unbekannt.

An dem Übergange zwischen dem Pharynx und dem Darm findet man bei mehreren Rhabdocölen (*Prorhynchus*, *Phænocora*, *Gyratrix* u. a.) Drüsenzellen, welche mit kürzeren oder längeren Ausführungsgängen in den Darmmund münden. Sie sondern nebst Schleim auch geringere Mengen vital färbbares Sekret ab. In der Funktion dürften sie von den vorher beschriebenen gewöhnlichen Drüsenzellen im Pharynx nicht abweichen.

D. **Das Darmepithel.**

Wie schon erwähnt worden ist (S. 52—53) kann man mit Rücksicht auf das Aussehen des Darmepithels die Rhabdocölen in zwei Gruppen einteilen; eine grössere Gruppe — Sect. *Lecitophora* (v. Graff) — wo die Epithelzellen gerne Syncytien bilden, weshalb das Epithel ein weniger regelmässiges Aussehen bekommt und das Darmlumen oft undeutlich oder stark beschränkt wird, sowie eine kleinere Gruppe — im Grossen und Ganzen Sect. *Hysterophora* (v. Graff) umfassend — wo das Darmepithel sowohl nach innen gegen ein geräumiges Lumen als nach aussen gut abgegrenzt ist und die Epithelzellen nie Syncytien mit einander bilden.

Das Darmepithel besteht bei diesen beiden Gruppen aus Drüsenzellen und assimilatorischen Zellen, die letzteren in überwiegender Anzahl. Bei einigen Gattungen kommen ausserdem Drüsenzellen vor, die eigentlich ausserhalb des Darmepithels liegen, welche aber ihr Sekret in das Darmlumen entleeren. Auch diese Drüsen müssen deshalb in Zusammenhang mit dem Darmepithel behandelt werden.

1. Drüsenzellen.

Hierher werden vor allem die Körnerkolben gerechnet, welche bei den meisten Rhabdocölen vorkommen. Innerhalb der Familien, wo die Syncytiierung des Darmepithels am stärksten ist — *Gyratricidæ*, *Polycystididæ* u.a. — habe ich jedoch weder bei den ausgepressten Darmzellen noch auf Schnittpräparaten solchen Zellen finden können [1]. Auch bei den Allöocölen sollen Körnerkolben in der Regel fehlen (v. Graff 1882) und das Darmepithel bloss aus einer Art zylindrischer bis kubischer oder keilförmiger Zellen bestehen. Ich habe jedoch bei *Monocelis fusca* im Quetsch-Präparat das Vorkommen verstreuter Darmepithelzellen festgestellt, die ihrem Aussehen nach mit den Körnerkolben näher übereinstimmen. Körnerkolbenzellen sind auch bei dem nahestehenden *Otomesostoma auditivum* gefunden worden. In anderen Fällen kann das Vorkommen von Körnerkolben sogar bei ein und derselben Art wechselnd sein; bei gewissen Exemplaren sind sie vorhanden, bei anderen fehlen

[1] Luther (1904) gibt jedoch an, dass Körnerkolbenzellen bei *Gyratrix* vorkommen sollen.

sie (beispielsweise *Stenostomum*, vergl. S. 64). Diese Schwankungen in dem Vorkommen der Körnerkolben sprechen dafür, dass sie für den Verdauungsprozess nicht streng notwendig sind, sondern dass ihre Funktion von anderen Zellen übernommen werden kann.

Die Grösse dieser Zellen ist ziemlich konstant. Sie messen gewöhnlich ca. 20 μ im Diam. (19—20 μ bei *Stenostomum leucops*, 15—20 μ bei *Microstomum lineare*, 17—20 μ bei *Phœnocora unipunctata*, ca. 25 μ bei *Mesostoma lingua* u. s. w.). Nur bei *Stenostomum leucops* enthalten sie manchmal ausser dem gewöhnlichen Tropfensekret auch eine kleine Anzahl fettartiger Körner sowie Endoplasmakörner, welche letzteren Neutralrot aufnehmen. Die Körnerkolben bei dieser Art weichen auch darin ab, dass sie wie die Assimilationszellen (vergl. S. 70) mit Flimmerhaaren versehen sein können.

Ich habe den Bau der Körnerkolben bei *Phœnocora unipunctata* näher studiert. Sie befinden sich in grosser Anzahl besonders in der Umgebung des Darmmundes, wo sie sich am schärfsten abzeichnen. An Schnittpräparaten, welche mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, erscheint der Zellkörper selbst sternförmig mit einem grossen, bläschenförmigen Kern, der eine Nukleole enthält (Textfig. 4, d_1—d_2). Von diesem basalen Teil an wird die Zelle nach aussen hin etwas schmäler, biegt sich in diesem schmäleren Teil oft knieförmig und erweitert sich nachher zu dem eigentlichen sekretführenden Teil, der sich bis zum Darmlumen erstrecken kann. Im Übrigen variiert das Aussehen und die Sekretfüllung der Zellen stark. Bald sind sie schmal, zusammengedrückt und enthalten bloss kleine Tröpfchen, bald sind sie schwellend mit grossen Sekrettröpfchen gefüllt (vergl. Textfig. 4 *c* und T. I, F. 3). Im ersteren Falle hat der basale Teil der Körnerkolbenzellen oft ein Aussehen wie Textfig. 4 d_2 es zeigt; um den Kern herum treten eine Menge Sekrettröpfchen auf, die so gelagert sind, dass man den Eindruck erhält, als diente der Kern ihnen als Bildungszentrum. Im zusammengedrückten distalen Teil der Zelle kann das Sekret noch fehlen, in späteren Sekretionsstadien füllt sich jedoch auch dieser Teil mit Sekrettröpfchen. Diese sind anfangs klein und in grosser Anzahl dicht gepackt, werden jedoch später immer grösser und zerstreuter, wobei sich die Zahl der Tröpfchen durch Verschmelzung oder Sekretion verringert. Gleichzeitig hiermit entleert sich das Sekret des basalen Teiles der Zelle (Textfig. 4 d_1).

Wie bei den Tricladen wird das Körnerkolbensekret stark von Eisenhämatoxylin gefärbt, dagegen im Allgemeinen nicht von vitalen Farbstoffen. Bei einigen Formen habe ich jedoch interessante Abweichungen von der letztgenannten Regel beobachtet.

So bei *Phœnocora unipunctata*, *Bothromesostoma sp.*[1] und *Monocelis fusca*. Die Körnerkolbenzellen bei *Phœnocora* zeigen dieselben eigentümlichen Vitalfärbungs-

[1] Die Exemplare, welche ich von der letzteren Art untersucht habe, waren vollständig unpigmentiert (weiss). Sie lebten mit dem gewöhnlichen, stark pigmentierten *B. personatum* oft zusammen. Ich habe sie mit *B. Essenii*, mit welcher Art sie in Bezug auf Farbe und Grösse am nächsten übereinstimmten, nicht sicher identifizieren können; eine genauere anatomische Untersuchung habe ich jedoch nicht vorgenommen.

erscheinungen, wie bei *Uteriporus* (vergl. S. 48). Wenn man die Tiere mit Neutralrot oder Methylenblau färbt, so sieht man nach einigen Tagen ungefähr in der Mitte jeder Körnerkolbenzelle eine gefärbte Masse, die besonders anfangs ziemlich diffus ist (Textfig. 4 e_1). Bald bildet sie einen gut abgegrenzten Klumpen (Textfig. 4 e_2), bald — besonders in Körnerkolben, die mit grossen Sekrettröpfchen gefüllt sind — findet man kleine (2—3 μ) verstreute, kurz stäbchenförmige oder runde, gefärbte Körper (Textfig. 4 e_3). Wenn man die so gefärbten Tiere auf zwei Kulturen verteilt, von denen die eine täglich gefüttert wird, die andere dagegen hungert, so sieht man im ersteren Falle, wie die gefärbten Körnchen in den Körnerkolben bereits nach einigen Tagen verschwinden. Bei den hungernden Tieren ist die Körnerkolbenfärbung sogar noch nach mehreren Wochen vorhanden, obwohl sie auch hier allmählich verschwindet. Diese Erscheinungen stehen zweifelsohne im Zusammenhang mit der schnelleren und vollkommeneren Entleerung des Körnerkolbensekretes bei den gefütterten Tieren. Es scheint, dass der Farbstoff nur langsam in die Körnerkolben hineindiffundiert, in denen er von einem speziellen sauren Sekret, das zugleich mit dem gewöhnlichen, nicht vital färbbaren Sekret vorkommt, aufgenommen und gespeichert wird. Vielleicht könnten diese färbbaren Sekretkörnchen dieselbe physiologische Bedeutung haben wie die Neutralrotgranula in den Pharyngealdrüsen. Die Art, in welcher die Färbung erscheint (vgl. oben), könnte ja auch darauf hindeuten, dass die Grundlage für die Vitalfärbung von äusserst kleinen, sauren Endoplasmakörnchen gebildet wird, die als Speicherungsmittel für die in die Körnerkolbenzellen hineindiffundierenden Vitalfarbstoffe dienen. Unter ständigem Niederschlag des gelösten Farbstoffes sowie durch Absorption neuer Farbstoffmoleküle geben diese schwellbaren Plasmakolloide die Voranlassung zur Bildung der kleinen, mikroskopisch sichtbaren Partikel. Wahrscheinlich findet sekundäre Endosmose des Farbstoffes von Seiten der angrenzenden Zellen statt; darauf deutet der Umstand hin, dass die Färbung gewöhnlich nicht sofort eintritt und dass sie sich auch bei Tieren zeigt, die nach der Färbung in reinem Wasser leben mussten.

Bei *Bothromesostoma* und *Monocelis* hat das färbbare Sekret ein mehr typisch tropfenförmiges Aussehen. Oft werden diese Farbenblasen bedeutend grösser als die gewöhnlichen Sekrettropfen. Bei *Monocelis* findet man nicht selten kleine, körnige Niederschläge in den Farbenblasen (T. II, F. 1 *b*). Wie bei *Phænocora* tritt die Färbung gewöhnlich nicht unmittelbar sondern erst nach einem oder mehreren Tagen hervor.

Jetzt steht noch übrig einige Wörter von den eigentümlichen Körnerkolbenzellen bei *Stenostomum leucops* zu sagen. Sie enthalten in einem zentralen oder etwas exzentrischen Klümpchen lichtbrechende, runde Tröpfchen. Vom Aussehen der gewöhnlichen Körnerkolben bei den Rhabdocölen unterscheiden sie sich in vielen Beziehungen (vgl. Textfig. 4 f_1).

Auch in ihrem Verhalten zum Wasser zeigen die Körnerkolben bei *Stenostomum* Eigentümlichkeiten, die sich bei den entsprechenden anderen Turbellarien nicht wiederfinden (vergl. Textfig. 4, f_1—f_3). Ein Teil der ins Wasser ausgedrückten

Körnerkolben befindet sich offensichtlich bereits von Anfang an in nekrotischem Zustande und ist unbeweglich. Die meisten schwimmen jedoch mit Hilfe ihrer Cilien rückweise hin und her. Die Bewegungen dauern gewöhnlich ein paar Minuten (einmal konnten Bewegungen während cirka 25 Minuten beobachtet werden) und hören allmählich auf. Die Cilien legen sich zu einer Troddel zusammen. Plötzlich erfahren die Zellen eine starke Volumenvergrösserung, die Tröpfchen rücken hierbei weit von einander ab und liegen wie glänzende Perlen in der hyalinen Hülle. Es ist mir nie geglückt, ein eigentliches Bersten zu beobachten.

Doch nicht nur dem Wasser gegenüber zeigen die Körnerkolben bei *Stenostomum* so eigentümliche Erscheinungen. Untenstehende Tabelle zeigt, dass sie sich auch in anderen Beziehungen abweichend verhalten.

Das Verhalten der Körnerkolben gegenüber:	*Stenostomum*	Anderen Turbellarien
Wasser	Anschwellend (die »Körner» lösen sich nicht).	Unverändert
Säuren (Konzentr. HCl, HNO_3, H_2SO_4).	Schnelles Schrumpfen nach dem Anschwellen. Keine sichtbaren Veränderungen in den »Körnern».	Koag. und Schrumpfung, nachher Ausdehnung u. Auflösung (die »Körner» verschwinden).
Alkalien (NH_4OH, NaOH, KOH).	Keine sichtbaren Veränderungen.	Die »Körner» schmelzen schnell u. verschwinden.

Wie ersichtlich zeichnen sich die Körnerkolben bei *Stenostomum* durch eine beachtenswerte Widerstandkraft äusseren chemischen Einwirkungen gegenüber aus. Ebenso ist es klar, dass die »Körner» in den Körnerkolben bei *Stenostomum* nicht die gleiche Zusammensetzung wie das Tröpfchensekret in gewöhnlichen Körnerkolben haben können. Worauf der Unterschied in den Reaktionsverhältnissen beruht, dürfte jedoch schwer zu sagen sein.

Zum Schluss habe ich das Vorkommen von Körnerkolben bei Tieren untersucht, die an verschiedenen Orten gefangen worden waren, und noch eine Eigentümlichkeit festgestellt. Die Körnerkolben kamen ohne Ausnahme in Exemplaren vor, die zum Teil von *Salvinia*-Blättern in einem grösseren, dem Zoologischen Institut in Lund gehörigen Aquarium (Frühjahr 1919), teils aus einigen Orten Mittelschwedens (Ende August 1921) stammten. Dagegen konnte ich sie bei Tieren, die an zwei Stellen in der Umgebung von Lund (Frühjahr und Sommer 1919) gefangen worden waren, nicht finden, trotzdem in beiden Fällen gegen 100 Exemplare untersucht wurden. Luther (1904) hat bei derselben Art die Körnerkolben »mehr zerstreut stehend, aber doch in der Nähe des Darmmundes am zahlreichsten» gefunden. Wenn er nicht möglicherweise die sogenannten »braunen Drüsen», die nicht hierher gehören (vgl. S. 65) für Körnerkolben gehalten hat, so hat er wohl dieselben Gebilde wie ich gesehen. Ott (1892), der doch *Stenostomum leucops* besonders untersucht

hat, erwähnt die Körnerkolben mit keinem Wort. Es kann also kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Körnerkolben bei *Stenostomum* nur wenig konstant sind. Bei *Stenostomum tenuicauda* v. Graff, erwähnt v. Graff (1911) Drüsenzellen, die nach T. 2, Fig. 20 zu urteilen, durch ihre Grösse und ihre helle, vom übrigen Darmepithel abstechende Farbe sehr an die Körnerkolben bei *Stenostomum leucops* erinnern. Dagegen erwähnen weder er noch andere in Betracht kommende Forscher derartige Zellen bei *Stenostomum grande* (Child) oder *Stenostomum agile* (Sillim.). Ich bin überzeugt davon, dass derartige Variationen nicht durch Verschiedenheiten der äusseren Umstände, der Nahrung u. s. w. verursacht werden, und zwar deshalb, weil ich mit besonders reichhaltigen Material gearbeitet habe und weil dieses Material so gesammelt wurde, dass die Jahreszeit keinerlei Beeinflussung ausüben konnte.

Unter den gewöhnlichen flimmernden Darmzellen bei *Stenostomum leucops* zerstreut kommen ausser den Körnerkolben einige andere Elemente vor, die bis jetzt ohne jegliche physiologische Motivierung »braune Drüsen» genannt worden sind (Textfig. 4 *g*). Diese Bezeichnung scheint durch Vejdovsky (1882) eingeführt worden zu sein. Sie kommen typisch als grössere oder kleinere Sammlungen lichtbrechender, oft etwas dunkel gefärbter, eckiger Körner vor, und zwar entweder auf dem Darm oder zwischen den Darmzellen eingeklemmt. Schon die Farbe und Form der Körner lässt es als unwahrscheinlich erscheinen, dass sie eine Art Drüsensekret (vgl. oben) sein sollten. Weiterhin bilden sie durchaus nicht immer gut begrenzte Massen; oft findet man anstatt der »braunen Drüsen» einen gleichförmigen Belag von solchen Körnern auf dem Darm. Durch vitale Farbstoffe, z. B. Neutralrot, färben sie sich gewöhnlich nicht oder bloss schwach; nur mit Alizarin färben sie sich intensiv (blau). Sie lösen sich leicht in Säuren, auch in verdünnten (2 % Essigsäure, HCl, HNO_3, H_2SO_4), dagegen nicht oder nur unbedeutend in Alkalien (Ammoniak, konz. NaOH). Ausserdem sind sie in Wasser (auch kochendem), Alkohol und Æther unlöslich. Diese Reaktionsverhältnisse erinnern an das, was Willem und Minne (1899) bezüglich der Kloragogenkörner bei *Lumbricus* festgestellt haben; auch diese sind in Säuren löslich (verdünnte HCl) dagegen nicht in Alkalien, mit Ausnahme von 5 % KOH (? Ref.).

Es ist schwer sich über das Vorkommen derartiger Körnerbildungen bei anderen *Stenostomum*-Arten einen Begriff zu machen, weil einerseits die Artbeschreibungen oft recht dürftig sind, und andererseits nicht selten Verwechslungen mit den Körnerkolbenzellen stattfinden. Nach v. Graff (in Das Tierreich, 1913) enthalten die Darmwände bei *Stenostomum unicolor* »Drüsen mit schwärzlichen Konkrementen». Der Darm bei *Stenostomum gilvum* soll nach Böhmig (v. Graff l. c.) im allgemeinen eine blassgraue Farbe haben, von der jedoch einzelne braune Zellen abstechen, und Vejdovsky (1882) beschreibt den Darm bei *Stenostomum fasciatum* als von einer braunen Pigmentschicht bedeckt. Da derartige Gebilde für andere *Stenostomum*-Arten nicht beschrieben werden, so muss man wohl annehmen, dass es jedenfalls nicht konstant vorkommende Gebilde sind, wie sich dies ja auch bei *Stenostomum leucops* erwiesen hatte. Auch bei der nahestehenden Gattung *Rhynchoscolex* scheinen sie

inkonstant zu sein. *Rh. vejdovskýi* ist, nach Sekera (Graff l. c.), mit zahlreichen, im Darmlumen mündenden, kirschförmigen, braunen Drüsenzellen versehen, die fast metamer angeordnet sind. Eine *Rh.* sp. die von Plotnikov (Graff l. c.) beschrieben wird, soll derartige Darmdrüsen jedoch nicht besitzen.

Es ist unmöglich an der Drüsennatur der »braunen Drüsen» festzuhalten. Das, was im Obigen über deren morphologisch-chemischen Eigenschaften und Ausbreitung gesagt worden ist, kann auf keine andere Weise ausgelegt werden, als dass es sich um *Exkretansammlungen* handeln müsse. Es ist mir übrigens gelungen experimentell nachzuweisen, dass diese Elemente nicht zu dem eigentlichen Darmepithel gehören, sondern Amöbocyten sind, die mit Exkretstoffen geladen von aussen in den Darm hineindringen und ihre Exkretprodukte in das Darmlumen entleeren (vgl. Teil II).

Drüsenzellen, welche ausserhalb des Darmepithels liegen, deren Ausfuhrgänge aber zwischen dem Epithelzellen des Darmes eingekeilt liegen, sind von Böhmig (1890) für *Vorticeros auriculatum* und von Graff (1882) für *Dalyellia viridis* beschrieben worden.

Solche Drüsenzellen habe ich auch bei *Prorhynchus stagnalis* beobachtet. Auf Schnittpräparaten durch Tiere, welche vor oder mehrere Tage nach der Fütterung fixiert worden sind, findet man sowohl ausserhalb als auch in dem Darmepithel stark blaugefärbte (Hämatoxylin) Sekretballen, einzeln oder zu Klumpen verschmolzen, die oft von kolossaler Grösse sind (T. I, F. 5, 6). Ähnliche, aber kleinere Sekretballen kann man auch in den gewöhnlichen amöboiden Assimilationszellen beobachten. Die Sekretklumpen bestehen, wie auch aus ihrer Färbbarkeit mit Mucikarmin hervorgeht, wenigstens teilweise aus Schleim. Während der Verdauung wird dieses Sekret in das Darmlumen entleert (vergl. T. I, F. 7, 8); hier und da im Darmepithel beobachtet man die zusammengedrückten Ausführungsgänge der Drüsenzellen. Unter den Nahrungsmassen sieht man grössere oder kleinere, weniger färbbare Sekretballen, die jedoch in kleinere Tropfen aufgeteilt wurden. An diesen Sekrettropfen kleben Nahrungspartikel, Karminkörner oder andere feste Partikelchen der Nahrung fest und werden nachher von den Darmzellen aufgenommen. Bei dieser Art habe ich Körnerkolben nur am Darmmunde gesehen, wo sie ziemlich dicht angehäuft sind.

2. Assimilationszellen.

Von den assimilierenden Darmzellen bei den Rhabdocölen kann man zwei ganz verschiedenartige Grundtypen unterscheiden: 1) Amöboidzellen, 2) Flimmerzellen.

Bei den meisten Rhabdocölen gehören die assimilierenden Darmzellen ausschliesslich von der erstgenannten Arten. Nur die Sect. *Hysterophora* von den Rhabdocölen ist durch ein flimmerndes Darmepithel gekennzeichnet (auch bei einem Allöocöl, *Euporobothria bohemica* Vejd. soll das Darmepithel flimmernd sein). Dieser Unterschied ist von Graff (1907, S. 2128) klar hervorgehoben worden. Die Gattung *Prorhynchus* bildet jedoch eine Ausnahme; obgleich zu der Sect. *Hysterophora* angehörend hat sie typische Amöboidzellen (vergl. das Folgende).

Der am meisten hervortretende Unterschied zwischen diesen beiden Zelltypen ist, wie der Name angibt, der, dass die Amöboidzellen oft deutliche amöboide Bewegungen durch Aussenden von breiten hyalinen Pseudopodienfortsätzen (Textfig. 5 *a*) zeigen, aber keine Cilienbekleidung haben, während eine solche bei den Flimmerzellen vorhanden ist, welche ihrerseits keine amöboide Bewegungsfähigkeit besitzen.

Ein anderer Unterschied ist der, dass die Flimmerzellen im Durchschnitt kleiner als die Amöboidzellen sind und nicht so starke Grössevariationen je nach dem Nahrungszustand zeigen wie die letzteren. So variieren die Flimmerzellen bei *Microstomum lineare* zwischen 19—22 μ, bei *Stenostomum leucops* zwischen 8—18 μ und bei *Macrostomum tuba* zwischen 19—29 μ; die Durchschnittvariation bei den beiden letztgenannten Arten ist jedoch geringer (10—15 μ für *St. leucops* laut Graff 1875). Zum Vergleich kann mitgeteilt werden, dass die Amöboidzellen bei *Prorhynchus stagnalis* zwischen 18—45 μ variieren (Durchschnittsgrösse ca. 25 μ), bei *Mesostoma lingua* zwischen 20,4—48,8 μ (Durchschnittsgrösse ca. 30 μ). Der Nahrungszustand, in welchem die Zellen sich befinden, spiegelt sich viel deutlicher in der Grösse der Amöboidzellen als in derjenigen der Flimmerzellen wieder; die Amöboidzellen bei Hungertieren sind immer bedeutend kleiner als bei wohlgenährten Tieren (vergl. Textfig. 5 c_1—c_3). Ähnliche Verhältnisse konnten wir früher betreffs der Amöboidzellen bei den Tricladen konstatieren.

Wir gehen nunmehr zu einer näheren Untersuchung der beiden genannten Zelltypen über.

a. Die Amöboidzellen.

Wenn man die Darmzellen in Wasser durch vorsichtigen Deckglasdruck isoliert, so findet man oft in der Pressmasse, nebst ganzen isolierten Amöboidzellen, auch solche, welche mehr oder weniger mit einander zusammenhängen (Textfig. 5 *b*). Dieses beruht wie ersichtlich auf die Geneigtheit der amöboiden Zellen, mehr oder weniger mit einander zu Syncytien zusammenzuschmelzen. In gewissen Fällen geht diese Syncytiierung so weit, dass es einem kaum gelingt die Zellen isoliert zu bekommen, sondern nur grössere oder kleinere Plasmamassen. Bei *Dalyellia cuspidata* habe ich bei Pressung den ganzen Darm als eine einzige zusammenhängende Plasmamasse isolieren können. Bei stärkerem Druck wurde die Plasmamasse ausgedrückt, bekam aber, als der Druck aufhörte, wieder ihre vorige Form. Die Zellen zu isolieren gelang nicht; wahrscheinlich war die Syncytiierung zu stark. Auch bei *Gyratrix*, *Acrorhynchus* u. a. kann man ähnliche Verhältnisse beobachten. Beim Zerdrücken der Tiere erhält man selten ganze Darmzellen, dagegen oft zusammenhängende plasmatische Massen oder Syncytien (vergl. Textfig. 7 *d*); hier und da kommen Einschnürungen vor, die wahrscheinlich die Verschmelzungsgrenzen zwischen den einzelnen Epithelzellen angeben.

In gewöhnlichen Fällen kann man indessen die Darmzellen leicht bei Pressung isolieren. Sie enthalten je nach dem Nahrungszustand eine wechselnde Anzahl Nah-

rungskörper und Vakuolen. Oft sieht man auch gelbbraune, feinkörnige Exkretballen oder einzelne lichtbrechende, mehr oder weniger eckige Körner. Textfig. 5 c_2 stellt eine Darmzelle von einem hungernden *Mesostoma lingua* dar. Fettröpfchen und andere Nahrungskörper fehlen hier vollständig; statt dessen finden sich grössere und kleinere Vakuolen mit dunkel gefärbten Konkrementen, sowie kleine Körnchen im Plasma. Ein völlig anderes Aussehen hat eine Darmzelle von einem eben ge-

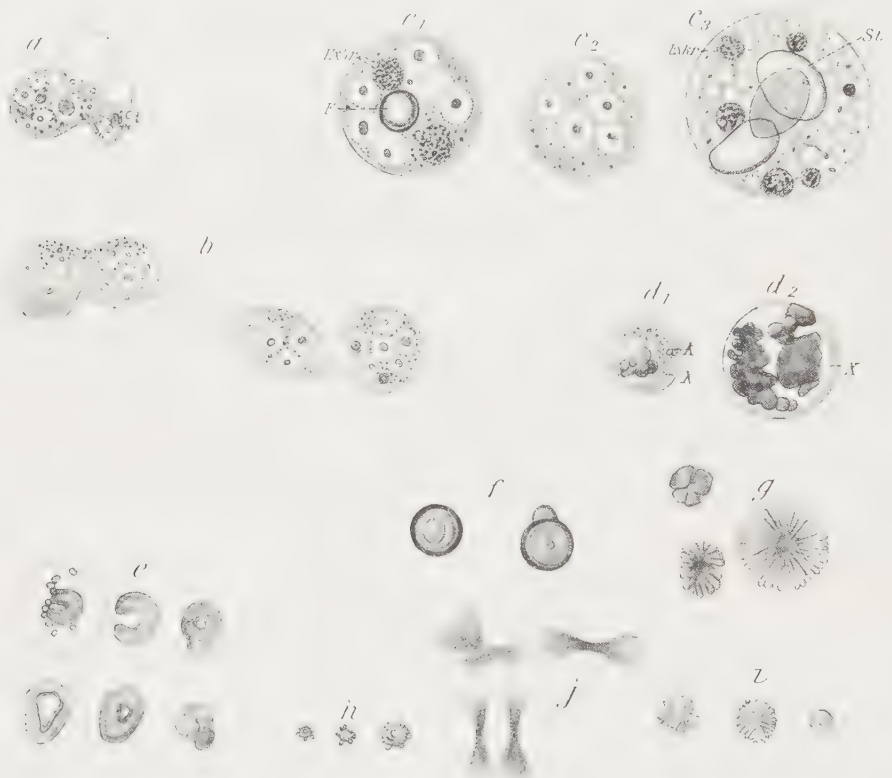


Fig. 5.
a, b Prorhynchus stagnalis; *a* Darmzelle mit Pseudopodien; *b* Syncytium, von vier Darmzellen gebildet. — c_1—d_2 *Mesostoma lingua*; c_1—c_3 Amöboide Darmzellen in verschiedenen Nahrungszuständen: c_1 aus einem eben gefangenen Tier, c_2 aus einem Hungertier, c_3 nach Fütterung mit Wurmstücken und Stärke. *Exkr.* Exkretballen, *F.* Fett(Öl-)tropfen, *St.* Stärke; d_1—d_2 »Vakuolzellen» nach Neutralrotfärbung, *X* gefärbte Ausfällungen. — *e*—*j*. Vakuolenkonkremente von verschiedenen Typen.

fütterten Exemplar (Textfig. 5 c_3). Die Zelle ist in diesem Falle mit runden Nahrungskörpern (»Chyluströpfchen» nach Graff), Fettröpfchen und graubraunen Exkretballen strotzend gefüllt, die die Zelle fast bis auf den doppelten Diameter als wie im vorhergehenden Falle ausweiten. In der abgebildeten Zelle sieht man ausserdem drei Stärkekörner, die zusammen sicher fast das ganze ursprüngliche Volumen der Zelle einnehmen.

Die Vakuolenmenge nimmt bei Hunger stark zu und die Vakuolen erreichen hierbei oft eine bedeutende Grösse. Man stösst oft auf Zellen mit einer einzigen,

riesengrossen Vakuole, die die Zelle scheinbar ganz und gar ausfüllt, oder einen periphären Plasmasaum mit dem Kern noch Platz gibt. Solche Vakuolen habe ich besonders zahlreich und typisch bei *Mesostoma lingua* bemerkt (Textfig. 5 d_1-d_2). Die Vakuole enthält gewöhnlich ein rundes, bis hantelförmiges Konkrement. — Wenn man die Tiere mit Neutralrot vital färbt, so nehmen besonders gewisse Vakuolen den Farbstoff auf und werden durch ihn lebhaft fuchsinrot gefärbt. Gleichzeitig mit der Färbung kommt es indessen auch zu einem Niederschlage des Farbstoffes, so dass allmählich gewaltige, unregelmässige, gefärbte Klümpchen entstehen, wobei sich die Vakuolen schnell zu vergrössern scheinen. Textfig. 5 d_1 stellt eine Zelle (Durchschnitt 26,8 μ) dar mit einem grossen, gefärbten Konkrement in einer verhältnismässig kleinen, dunkelroten Vakuole. Das Zellplasma bildet um die Vakuole noch eine recht dicke, körnige Wand; bei K. sieht man den Kern. Die Zelle d_2 (40,4 μ im Durchmesser) stammt von demselben Exemplare. Die Vakuole ist hier in dem Masse vergrössert, dass es überhaupt nicht mehr möglich ist Plasmawand und Zellkern zu entdecken. In der Vakuole sieht man mehrere riesige, gefärbte Konkremente. Die Vakuolenflüssigkeit ist bedeutend schwächer gefärbt als im vorhergehenden Fall. Vollständig gleiche Erscheinungen habe ich bei *Rhynchomesostoma rostratum* beobachtet. Nach Färbung mit Neutralrot erwies es sich, dass die erwähnten Zellen ihre lebhafte rote Vakuolenfärbung oft beibehalten, während die angrenzenden Gewebe sich allmählich entfärben. Dies könnte dahin ausgelegt werden, dass sie Farbstoffe aus der Umgebung aussaugen und dieselben nachher in ihren Vakuolen ausfällen. Nach Färbung mit Methylenblau bleiben die Vakuolen ungefärbt (mit oft deutlich blauen Konkrementen).

Die zuletzt beschriebenen Darmzellen unterscheiden sich in ihrem Aussehen — die grosse Vakuole, das Fehlen von Nährkörpern u. s. w. — recht wesentlich von den gewöhnlichen amöboiden Zellen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass sie nur eine Funktionsstufe der letzteren darstellen. Die grossen gelblich-roten Fettröpfchen, die man so oft in den Darmzellen der *Mesostoma*-Arten findet, dürften bei ihrer Verflüssigung die Entstehung besonders grosser Vakuolen veranlassen. Im Zusammenhang hiermit findet man auch, dass Arten mit besonders grossen Fettröpfchen in den Darmzellen auch Vakuolen von oft ungewöhnlicher Grösse haben. So verhält es sich z. B. mit *Rhynchomesostoma rostratum, Strongylostoma* und *Gyratrix hermaphroditus* (vergl. auch die »Vakuolenzellen» bei *Stenostomum*, S. 71).

Man muss somit annehmen, dass eine Amöboidzelle, die ein besonders grosses Fettröpfchen aus der Nahrung aufgenommen hat, beim Abbau desselben eine Umwandlung durchmacht, die zur Bildung der »Vakuolenzellen» führt.

In allen Vakuolen, unabhängig der Grösse, kommen gewöhnlich gelbgraue bis etwas dunkelgefärbte, lichtbrechende Konkremente vor. Diese können wechselnde Formen haben. Meistens sind sie rund oder etwas hantelförmig, nicht selten mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet (Textfig. 5 *e—j*). Manchmal sind sie rosettenförmig (*e*) oder deutlich kristallisiert (*i, j*). Auch die Grösse dieser Konkremente variiert. Bei *Prorhynchus stagnalis* sind sie gewöhnlich 1—2 μ im Durchschnitt. Sie

können aber bei hungernden Tieren besonders gross werden; es sind in solchen Fällen Konkremente mit einem Durchmesser bis zu 6 μ beobachtet worden. Mitunter findet man zwei Konkremente in ein und derselben Vakuole. Es ist wahrscheinlich, dass die Vakuolenkonkremente zum Teil aus unlöslichen Dissimilationsprodukten gebildet werden, welche bei dem Abbau der Nahrungskörper in dem Plasma (speziell demjenigen der Öltropfen) entstehen. Zum überwiegenden Teil müssen sie indessen als aus den Exkretionsprodukten entstanden angesehen werden, welche letztere sich vom Mesenchym im Darmepithel sammeln (vgl. weiter Teil II).

b. Die Flimmerzellen.

Die Flimmerzellen lassen sich mit Leichtigkeit durch Druck von einander isolieren, zum Unterschied was es nicht selten betreffs der Amöboidzellen der Fall ist (vgl. oben). Nur bei *Alaurina composita* habe ich beobachtet, dass die Darmzellen mehr oder weniger mit einander zusammenschmelzen. Auch v. Graff (1907) hebt betreffs der Darmzellen bei den zu Sect. *Hysterophora* hörenden rhabdocölen Gattungen hervor: »es treten niemals jene Verschmelzungen mit den Darmzellen und jene oft bis zum Schwund des Darmlumens führenden Verlängerungen ein wie bei den übrigen Rhabdocöliden» (S. 2128).

Die folgende Beschreibung von den Flimmerzellen gründet sich auf die Verhältnisse bei *Stenostomum leucops*. Bei den Gattungen *Microstomum*, *Alaurina* und *Macrostomum* kommen vollständig gleichartige Zellen vor.

Die Flimmerzellen (Textfig. 6 *a*) sind gewöhnlich stark bewimpert; die einzelnen Cilien erreichen eine Länge, die ungefähr dem Durchmesser der Zelle entspricht, 8—10 μ oder mehr (nach Ott 1892). Bei *Macrostomom tuba* sind die Cilien 1—1 $^1/_2$ Mal so gross als der Durchmesser der Zelle. Das Zellplasma ist äusserst feinkörnig und bildet einen fast hyalinen äusseren Plasmasaum, während der zentrale Teil der Zelle oft grosse Mengen mehr oder weniger hervortretender Körper von wechselnder Grösse enthält. Diese sind teils schärfer begrenzte, häufig eckige Körner, teils runde Tröpfchen, die sich in Bezug auf die Lichtbrechung um wenig vom Zellplasma unterscheiden. Beide Arten von Zelleinschlüssen färben sich mit Sudan III stark gelbrot und sind somit fettartig. Da sie sich auch mit Neutralrot stark rot färben, können sie kaum aus Neutralfett bestehen, sondern sind wahrscheinlich aus fettsäurehaltigen Stoffen gebildet. Im Zentrum dieser Ansammlung von Körnern und Tröpfchen findet man äusserst regelmässig bei gut gefütterten Tieren einen einzigen sehr grossen (bis 8 μ im Durchschnitt) farblosen Öltropfen, der sich wohl mit Sudan III, aber nicht, oder doch nur sehr schwach, mit Neutralrot färbt. Wenn man ein Tier unter dem Mikroskop betrachtet, so erscheinen die Öltropfen in so regelmässiger Weise verteilt, dass man fast die Zahl der Flimmerzellen nach der Anzahl der Öltropfen berechnen könnte. Auch v. Graff (1875) und Ott haben dieser egelmässig vorkommenden Öltropfen beobachtet.

Die typischen Flimmerzellen enthalten, soviel ich feststellen konnte, nur kleine Vakuolen, die infolge des übrigen Zelleninhaltes schwer zu sehen sind. Die Vakuolen

färben sich mit Neutralrot. Sie enthalten gewöhnlich ein oder mehrere in lebhafter Bewegung befindliche Körner; diese nehmen Neutralrot sehr gierig auf.

Neben den typischen Flimmerzellen kommen in wechselnder Zahl oft Zellen vor, die von den ersteren oft so stark abweichen, dass ich anfänglich geneigt war dieselben für einen besonderen Typus zu halten. Das Charakteristischste für diese

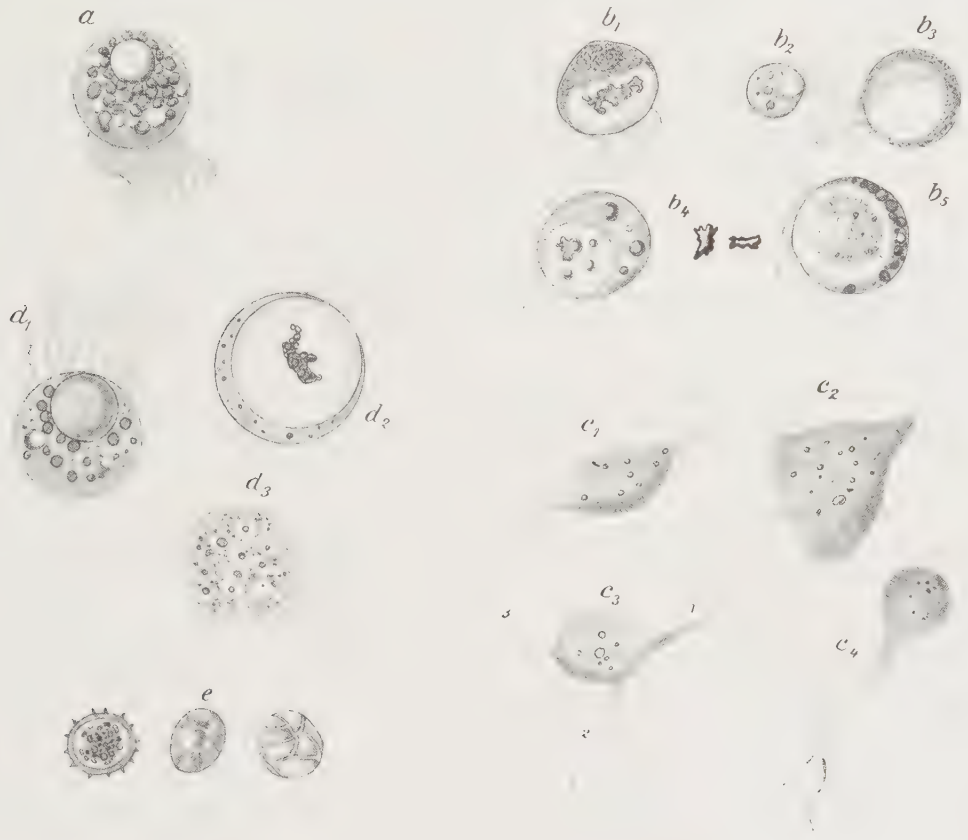


Fig. 6.
a—c Stenostomum leucops; *a* Gewöhnliche flimmernde Darmzelle; b_1—b_5 Flimmerzellen mit grossen Vakuolen (»Vakuolenzellen»); c_1—c_4 Amöboide Darmzellen. — d_1—d_3 *Macrostomum* sp.; Darmzellen. — *e Microstomum lineare*; Parasiten (Sporozoencysten?) aus den Darmzellen und dem Mesenchym.

Zellen ist es, dass sie eine einzige grosse Vakuole enthalten. Im Übrigen wechseln sie jedoch bedeutend sowohl in Bezug auf Grösse (gewöhnlich ca. 15 μ) wie Inhalt, was aus Textfig. 6 b_1—b_5 hervorgeht. Auch der Cilienbesatz variiert stark; sie ist nie so reichlich wie bei den eigentlichen Flimmerzellen und fehlt mitunter ganz. Das Zellplasma bildet einen mehr oder weniger dünnen peripheren Saum, der entweder äusserst kleine oder auch grössere Körner enthält, die durch ihr Verhalten dem Sudan III gegenüber ihre fettartige Natur zu erkennen geben. Die Vakuolen enthalten eine stark lichtbrechende Flüssigkeit, die sich mit Neutralrot mehr oder weniger stark violett färbt und in der sehr häufig ein grosses unregelmässiges Kon-

krement liegt. Mitunter ist der Inhalt der Vakuolen nicht so stark lichtbrechend, fast klar wie Wasser und statt eines einzigen Konkrementes findet man in den Vakuolen zahlreiche kleine bewegliche Körner, die eine Art Detritus bilden. Im letzteren Falle erreichen die Vakuolen oft eine enorme Grösse. Wenn man eine solche Zelle im Wasser untersucht, so sieht man kurz vor dem Collapsus der Zelle, wie sich der Vakuoleninhalt an der einen Vakuolenseite halbmond- oder stundenglasförmig zusammenzieht (b_3) — was scheinbar auf Endosmos von Wasser aus dem umgebenden Medium beruht. Darauf platzt sie und ein grosses Konkrement bleibt zurück, auch dann, wenn sie es anfangs nicht enthalten hatte. Die Vakuolen müssen somit die Lösung eines Stoffes enthalten, der sich nicht mit Wasser vermengt. Bei Neutralrotbehandlung färben sich sowohl die Vakuolflüssigkeit als auch das Konkrement äusserst intensiv. Fig. b_4 zeigt, wie die Konkremente entstehen. In einer grossen Vakuole liegen vier Öltröpfchen, der grösste befindet sich offenbar in Spaltung; von der einen Seite geht ein kristallähnlicher Anhang aus. Daneben sind einige fertige kleine Kristallbildungen abgebildet; diese können offenbar wie in Fig. b_1 zu einem grösseren Konkrement verschmelzen. *Das Konkrement entsteht also durch Abbau von Fettröpfchen in den Vakuolen* und die hierbei entstehenden Lösungsprodukte geben der Vakuolenflüssigkeit ihre starke Lichtbrechungsfähigkeit, ihre vitale Färbbarkeit[1] und die Eigenschaft, sich nicht mit Wasser zu vermengen.

Die Flimmerzellen von *Microstomum, Alaurina* und *Macrostomum* sind in derselben Weise wie bei *Stenostomum*, mit Körnchen, Fettropfen oder Vakuolen gefüllt. Bei den beiden ersten Gattungen kommt in den meisten Flimmerzellen ein grosser Fettropfen vor. Bei *Macrostomum* sind jedoch die Fettropfen verhältnismässig klein. Die Körnchen und Vakuolen färben sich mit Neutralrot mehr oder weniger intensiv. Ich habe bei den Flimmerzellen von *Macrostomum* drei Füllungszustände beobachtet: 1. Zellen mit einem grossen oder mehreren kleinen Fettröpfchen, kleinen Vakuolen und einer geringeren Anzahl lichtbrechenden Körnchen. 2. Zellen mit einer grossen Vakuole aber ohne Öltröpfchen und nur mit wenigen Plasmakörnchen sowie mit dünnerem Flimmerbesatze. 3. Zellen mit einer Masse von lichtbrechenden Körnchen und kleineren Vakuolen aber ohne Öltröpfchen. (Vergl. Textfig. 6 d_1—d_3). Es ist nicht schwer die entsprechenden Formen bei den Flimmerzellen von *Stenostomum* zu finden.

Bei *Microstomum lineare* habe ich in den Darmzellen sowie in dem Körperparenchym um den Darm herum eingeschlossene runde Körper gefunden, im letzteren Falle oft massenweise (Textfig. 6 *e*). Die betreffenden Körper messen gegen 10 μ im Durchmesser und sind von einer recht dicken Membran umgeben, die nach aussen ein netzartiges Leistensystem trägt; wenn man das Mikroskop auf die Æquatorialfläche der Körper einstellt, so treten diese Leisten als sternförmig geordnete Zacken auf der Membran hervor. Diese Körper erinnern sowohl hinsichtlich

[1] Die oft sehr ausgeprägte *violette* Verfärbung der grossen Vakuolen mit Neutralrot (siehe oben!) zeigt, dass die letzteren eine Säure (Fettsäure) enthalten müssen.

der Grösse wie des Aussehens so stark an die bei den Eumesostominen häufigen »Kristalloiden», dass ich nicht zögere sie mit den letzteren zu identifizieren. Die »Kristalloiden» sind nach den Untersuchungen Luther's (1904) parasitische Protozoen, deren systematische Stellung jedoch unbekannt ist.

Ott hat an den Cilien der Flimmerzellen von *Stenostomum leucops* gewisse Beobachtungen gemacht, die sie in eine Art Mittelklasse zwischen Cilien und Pseudopodien stellen sollten. Er glaubte konstatieren zu können, dass sie in ihrem basalen Teile breiter sind und nach dem freien Ende hin schmäler werden. Weiter will er beobachtet haben, dass die Cilienbewegungen nach einer Weile aufhören, wenn die Zellen im Wasser ausgepresst werden, die Cilien werden in die Zellen eingezogen und durch breite Fortsätze, Pseudopodien, ersetzt, wonach amöboide Bewegungen einsetzen. Meine Beobachtungen haben Ott's Ansichten nicht bestätigt. Ich habe die Cilien an lebenden Zellen bei starker Vergrösserung (Apochr. 2 mm., Comp. Ok. 8) untersucht und hierbei nicht feststellen können, dass sie in dem basalen Teile breiter wären, im Gegenteil, sie stimmen in ihrem Aussehen vollkommen mit gewöhnlichen Cilien überein. Ott ist scheinbar zu seinem Resultat durch Schnittuntersuchungen gekommen — eine wenig geeignete Untersuchungsmethode, da ja die Cilien im Schnittpräparat, wie bekannt, oft aneinander kleben, was Ott übrigens selbst zugibt. Auch Ott's Figuren zeigen deutlich, dass die Cilien hier und da zusammengeklebt sind, da ihre Breite recht bedeutend variiert (Pl. 15, Fig. 9 und Pl. 16, Fig. 11—12), und sie machen deutlich den Eindruck, dass sie aus mehreren bestehen.

Ebenso muss ich die Behauptung Ott's bestreiten, dass die Cilien der freien Zelle, nachdem sie sich eine kurze Zeit bewegt haben, eingezogen und durch Pseudopodien ersetzt werden. Wenn man eine frei im Wasser liegende Flimmerzelle beobachtet, so wird man Folgendes finden. Anfangs schlagen die Cilien so schnell, dass man die einzelnen Cilien nicht unterscheiden kann. Man sieht eine Bewegungswelle, die von der einen Seite schnell zur anderen läuft. Der effektive Schlag ist also nach ein und derselben Seite gerichtet. Infolgedessen kann die Zelle oft mehr oder weniger um ihre eigene Achse rotieren. Doch bald (nach 1—1 ½ Min.) lässt die Bewegungsgeschwindigkeit nach, so dass man die einzelnen Cilien unterscheiden kann. Das Zeitintervall zwischen zwei aufeinander folgenden Flimmerwellen wird immer länger und der Effekt jeder Welle immer schwächer, da die Cilien nicht mehr ganz regelmässig schlagen. Darauf hört die Bewegung gewisser Cilien völlig auf, aber die Cilien werden nicht eingezogen. Andere Cilien schlagen weiter, jedoch unregelmässig und mit langen Pausen zwischen den einzelnen Schlägen. Schliesslich hört die Cilienbewegung vollständig auf und die Cilien liegen still, entweder sternförmig ausstrahlend oder zu einer grösseren oder kleineren Zottel verflochten; mitunter legen sie sich wie ein Schweif dicht an die Zelle. Kurz vor dem Collapsus der Zelle kann man oft schnelle, bisweilen wellenförmig fortschreitende Pulsationen in der Zelle sehen. Sie treten als hyaline Ausbuchtungen des Ektosplasmas hervor und verschwinden ebenso schnell, wie sie entstanden sind. Wahrscheinlich hat Ott die

kurzen, unregelmässigen und kleinen Pulsationen für Pseudopodienbildungen gehalten; davon, dass derartige Pseudopodiebildungen wirklich stattfinden sollten, kann indessen nicht die Rede sein. Dass diese Bewegungen nur kurz vor dem Collapsus der Zelle auftreten, spricht auch dafür, dass es pathologische Erscheinungen sind. Ähnliche Erscheinungen sind ja übrigens sehr gewöhnlich, wenn Zellen in hypotonischer Lösung absterben. Dieses Pulsationsstadium dauert bloss eine ganz kurze Zeit (höchstens $^1/_2$ Minute), wobei die Pulsationen immer schwächer werden. Schliesslich kollabiert die Zelle und der Inhalt fliesst heraus. Ich habe um solche kollabierte Zellen herum lose Cilien gefunden, die vielleicht bereits vor dem Collapsus abgeworfen waren; es wird allmählich immer schwerer sie zu unterscheiden und schliesslich verschwinden sie ganz.

Ich bin somit zu dem Resultat gekommen, dass man auf diese Weise, wenn die Zellen unter rein anormale Verhältnisse gestellt werden, eine Einziehung der Cilien oder ein Aussenden von Pseudopodien bei den flimmernden Darmzellen von Stenostomum nicht nachweisen kann. Fehlen nun auch den Cilien der *intakten* Darmzellen vollständig jene Eigenschaften, die Ott den freien Zellen beigelegt hatte? Zur Beantwortung dieser durchaus berechtigten Frage reichen die einfachen Beobachtungsmethoden der freien Zellen offensichtlich nicht aus — auch dann nicht, wenn man ein mit der Zellflüssigkeit völlig isotonisches Medium herstellen könnte. Man könnte sich denken, dass es durch vergleichende Untersuchungen von Darmzellen in verschiedenem Ernährungszustande möglich wäre, eine Antwort auf diese Frage zu erhalten.

Miss Greenwood (1892) glaubte festgestellt zu haben, dass die flimmernden Darmzellen bei *Lumbricus*, besonders bei Typhlosolis, die Fähigkeit haben, ihre Cilien einzuziehen und sie durch einen hyalinen Cutikularsaum zu ersetzen, wobei die Veränderungen vom Ernährungszustande abhängig sein sollen; bei Hunger sollen die Cilien ausgestreckt sein, bei der Nahrungsaufnahme werden sie eingezogen, während die Zellen sich gleichzeitig mit Fettröpfchen füllen. Die typischen flimmernden Darmzellen bei *Stenostomum* zeigen bei verschiedenem Ernährungszustand keine Veränderung im Cilienbesatze. Dagegen fehlt den Vakuolenzellen oft die Cilienbekleidung oder sie ist mehr oder weniger reduziert.

Ich habe bei *Stenostomum*, einige Male auch bei *Macrostomum*, einige interessante und eigentümliche Darmzellen beobachtet, die zwar mit den Darmzellen der übrigen Rhabdocölen physiologisch nicht ganz gleichwertig sind, welche ich aber jedoch auf Grund ihrer meist charakteristischen Kennzeichen *Amöboidzellen* benennen will. Bei leichtem Zerdrücken der Tiere kann man nämlich unter den ausfliessenden Darmzellen solche mit einer oft sehr lebhaften amöboiden Bewegungsfähigkeit, aber ohne Cilien oder Vakuolen beobachten (vergl. Textfig. 6 c_1—c_4). Sie sind gewöhnlich bedeutend kleiner als die Flimmerzellen; infolge des schnellen Einziehens und Aussendens der Pseudopodien lässt sich ihre Grösse nicht genau bestimmen. Ich habe mitunter Amöboidenzellen fast von der Grösse einer Flimmerzelle gesehen. Die Form ist, wie gesagt, sehr verschieden. Oft findet man eine Art bipolarer Amöboidenzellen.

Die beiden Plasmafortsätze können verkürzt und dabei breiter werden oder sie können als lange, nadelähnliche Fortsätze (Philipodien) ausgestreckt werden, wobei diese sich biegen und fingerförmig strecken können. Mitunter findet man Zellen, die ich unipolare Amöboidenzellen nennen möchte oder man stösst auf Zellen mit mehr variierendem Umkreis. Die Fortsätze sind hier gewöhnlich weniger beständig: an der einen Stelle wird ein Pseudopodium eingezogen und an der anderen ein neues ausgesandt. Diese Bewegungen vollziehen sich sehr schnell und pulsationsartig. In dem hyalinen Plasma können mitunter ein oder mehrere Fettröpfchen zusammen mit einer kleineren Anzahl färbbarer Fettkörner von derselben Art liegen, wie sie in den Flimmerzellen vorhanden sind. Solche Einschlüsse im Plasma sind aber nur spärlich vorhanden.

Amöboidzellen des einen oder anderen Typus trifft man, wie gesagt, oft, jedoch durchaus nicht regelmässig an. Bisweilen findet man überhaupt keine; öfters geschieht es, dass man sie vereinzelt antrifft, nie jedoch wird man eine grössere Anzahl in ein und demselben Tier finden. Sie scheinen sehr vergängliche und empfindliche Elemente zu sein und zerfliessen bereits im Laufe einer halben Minute nach der Loslösung aus dem Zellverbande.

Die Amöboidzellen bei *Stenostomum* scheinen früher nicht bekannt gewesen zu sein. Vielleicht hat Graber (1879) sie gesehen, denn er schreibt (S. 278): »An lebenden Objekten sowie an Schnitten haben wir uns überzeugt, dass die zuerst von unserem Freunde Graff bei *Vortex Lemani* ausführlich geschilderten amöboiden Fortsatzbildungen der sog. Leberzellen auch bei vielen anderen Turbellarien (z. B. bei *Stenostomum*, *Derostomum* u. s. w.) vorkommen, und dass die von Metschnikoff und Graff als Zellen betrachteten, z. T. mit Geisseln versehenen kernlosen (? Ref.) Gebilde wie sie nach Zerquetschung des Tieres im Wasser herumkreisen nur die abgeschnürten *z. Th. deutlich amöboiden* (kurs. vom Ref.) Endstücke der eigentlichen meist schlauchartigen Darmzellen sind. Dieselben schliessen, auch bei *Stenostomum leucops*, unverdaute und halbverdaute Fremdkörper ein». Das Citat enthält aber eine Behauptung gegen welche ich auf das Bestimmteste opponieren muss. Wenn ich Graber recht verstehe, so will er sagen, dass die Gebilde, die man beim Zerdrücken eines *Stenostomum* im Wasser findet, nicht wirkliche Zellen sind, sondern bloss abgeschnürte Endstücke der eigentlichen Darmzellen darstellen. Gegen seine Auslegung stelle ich nachstehende Tatsachen:

1. Die Grösse der ausgedrückten Zellen bewegt sich in einer Variationsbreite, die vollkommen der Variationsbreite entspricht, die man an intakten Darmzellen beobachten kann [1].

2. Bereits an lebenden, ausgedrückten Zellen kann man mitunter einen deut-

[1] Bei Messungen von den Darmzellen *an Schnittpräparaten* habe ich eine Variation in der Grösse der Darmzellen von Br. 7,8 μ × L. 15,6 μ bis zu Br. 12,48 μ × L. 24,9 μ beobachtet. Die hieraus berechneten Werte der Volumina ergeben die Variationsbreite 745—3050 μ^3. Vom Diameter der extrem kleinen bezw. grossen *lebenden* Darmzellen (S. 67) erhält man die Variationsbreite 804—3054 μ^3. Also eine ausserordentlich gute Übereinstimmung!

lichen Kern erkennen, der bei der toten Zelle noch besser hervortritt oder durch Kernfärbemittel (Methylgrün oder ähnl.) nachgewiesen werden kann.

Was nun *Stenostomum* speziell anbetrifft, so sollte sich offenbar, wenn man den Gedankengang Graber's weiter entwickeln wollte, durch Abschnürung intakter, flimmernder Darmzellen teils ein flimmertragendes Bruchstück, das dem distalen Teil der Zelle entspricht, teils ein Plasmaklümpchen, der basalen Partie der Darmzellen entsprechend bilden. Der erstere Teil wäre somit, wie Graber angibt, kernlos, der andere mit einem Kern versehen. Nur das letztere Teilstück könnte einer amöboiden Zelle entsprechen (bemerke dass diese die Cilien und die Menge von Assimilationsstoffen, Fettkörnern u. s. w. entbehren, welche den distalen Teil der Flimmerzellen charakterisieren). Aber wie soll man nun den Umstand erklären, dass der postulierte kernlose Teil (= meine »Flimmerzelle») eine bedeutend grössere Widerstandsfähigkeit zeigt, als der Rest der Zelle (= meine »Amöboidzelle»)?

Alle Tatsachen und Erwägungen zeigen also mit Bestimmtheit, dass die amöboiden Zellen wirkliche Zellen und nicht Teilstücke von solchen sind.

Man kann sich fragen, welche physiologische Bedeutung diese Amöboidzellen haben können. Dass sie keine direkte Bedeutung als Assimilationszellen haben können, geht aus ihrem geringen Gehalt von Nahrungsstoffen, Fettropfen u. s. w. hervor. Ausserdem kommen sie, wie erwähnt, nicht häufig vor. Sie machen den Eindruck junger, neugebildeter Zellen (geringe Grösse, hyalines Plasma, lebhafte Bewegungsfähigkeit). Der Umstand, dass man sie nicht in grösseren Mengen antrifft, könnte dahin ausgelegt werden, dass sie schnell in einen anderen Zellentypus übergehen. Es ist natürlich auch denkbar, dass ein grosser Teil der empfindlichen Amöboidzellen beim Ausdrücken der Darmzellen verloren geht. Es liegt auf der Hand an einen Übergang von Amöboidzellen in Flimmerzellen zu denken. Ich habe einige Beobachtungen gemacht, die darauf hindeuten.

Bei einer Gelegenheit beobachtete ich eine Amöboidzelle, die drei beständige Fortsätze hatte. Textfig. 6 c_3 zeigt diese Amöboidzelle und ihre Fortsätze sind mit Ziffern markiert: 1. war eine typische Pseudopodie, die sich langsam bewegte, ungefähr so wie man einen Finger biegt und wieder ausstreckt, 2. war bedeutend schmäler (an der Basis jedoch recht breit) und ebenso lang wie 1. Dieser Fortsatz zeigte somit in seiner Form eine gewisse Übereinstimmung mit gewöhnlichen Cilien. Er machte auch recht kräftige, wenn auch nicht besonders häufige Schläge in einer Richtung (gegen 3 zu). 3. war schliesslich dem Aussehen nach von einer gewöhnlichen Darmzellencilie nicht zu unterscheiden und schlug kräftig und häufig nach derselben Seite wie 2. — Bei einer anderen Gelegenheit beobachtete ich eine Amöboidenzelle mit einer langen und recht breiten Pseudopodie, die an der Spitze in 2 schmale Fäden geteilt war (Textfig. 6 c_4). Die Pseudopodie mit ihren Fädenfortsätzen bewegte sich undulierend in von der Basis gegen die Spitze laufenden Wellen, anfangs sehr schnell, nachher langsamer. Die Bewegungen dauerten jedoch mindestens ebenso lange wie die der Flimmerzellen, bevor sie völlig aufhörten. Darauf wurde die Pseudopodie mit ihren Fädenfortsätzen in den Zellkörper eingezogen

und die Zelle bekam ein abgerundetes Aussehen. Anfänglich konnte man starke Plasmapulsationen bemerken, nachher hörten auch diese auf und die Zelle lag eine längere Weile vollkommen still. Schliesslich platzte sie, der Inhalt entleerte sich und hierbei kam ein kleiner mit Kernkörper versehener Kern zum Vorschein.

Die erste dieser Beobachtungen scheint mir darauf hinzuweisen, dass *eine Pseudopodie direkt in eine Cilie mit einseitiger Schlagrichtung verwandelt werden kann.* Die andere Beobachtung kann wohl kaum anders ausgelegt werden, als dass sich *die Cilienbildung auch durch Längsteilung* (von der Spitze) *einer Pseudopodie vollziehen kann.* Auf diese Weise kann man sich somit vorstellen, dass die Cilien der Flimmerzellen aus Pseudopodien entstehen, und dass die Zellen, von denen die Pseudopodien ausgehen, selbst in Flimmerzellen übergehen können. Diese Beobachtungen bestätigen auch auf verblüffende Weise eine Vermutung Böhmig's (1890): »Es ist bekannt, dass die Darmzellen von *Microstoma*, *Stenostoma* und *Macrostoma* Cilien tragen. Nicht unwahrscheinlich ist es mir, dass diese Cilien, ich möchte sagen, starr gewordene Plasmafortsätze sind, wie wir sie bei den Allöocölen wahrnehmen». Eine andere Frage ist es, ob *alle* Cilien auf diese Weise entstehen. Die grosse Zahl derselben an einer Flimmerzelle scheint darauf hinzudeuten, dass sich auch eine sekundäre Neubildung von Cilien vollzieht. Wie diese vor sich geht, ist jedoch schwierig zu sagen. — Die relatierten Beobachtungen erinnern an Ott's Ansicht über den Pseudopodien-Charakter der Cilien. Man darf jedoch nicht vergessen, dass nur die Amöboidzellen derartige Übergangserscheinungen von Pseudopodie zur wirklichen Cilie zeigen; bei den eigentlichen Flimmerzellen trifft man sie nie.

Ich halte die Amöboidzellen folglich für ursprünglichere Zellen als die Flimmerzellen; die letzteren entstehen, wenigstens teilweise, aus den ersteren. Die Amöboidzellen bilden sich wahrscheinlich bloss aus gleichartigen Zellen. Man könnte sich natürlich auch denken, dass die Amöboidzellen sich durch Teilung von Flimmerzellen bilden könnten, doch scheint mir die starke Belastung der Flimmerzellen mit Fettröpfchen und Körnern kaum für ein grösseres Teilungsvermögen derselben zu sprechen. Eine Amöboidzelle dagegen könnte sehr wohl den Ursprung für eine grössere Zahl Flimmerzellen und eine oder einige Amöboidzellen abgeben.

E. **Die Verdauungsprozesse.**

Ich habe in dem Vorhergehenden versucht, eine kurze, aber doch möglichst genaue Beschreibung von den Zellen zu geben, die in einer oder der anderen Weise an der Verdauung teilnehmen. Es scheint mir, dass man nur dadurch, dass man so vollständig wie möglich versucht diese Zellen kennen zu lernen, einen genügend sicheren Grund für die Auffassung von den Verdauungsprozessen erhalten kann. Tatsächlich dürfte schon aus dem Vorhergehenden hervorgehen, dass wir bei den Rhabdocölen zwei verschiedene Verdauungsarten zu erwarten haben: 1) intrazelluläre oder intraplasmatische Verdauung, 2) extrazelluläre oder extraplasmatische Verdauung.

Die erstgenannte Verdauungsweise könnten wir vor allem bei allen Formen voraussetzen, wo die Darmzellen mehr oder weniger zu Syncytien zusammenfliessen, unter ganzem oder teilweisem Verdrängen des Darmlumens. Diese Verdauungsweise, welche in ihren Hauptzügen unter denselben Formen wie bei den Tricladen verlaufen dürfte (vgl. *Dendrocoelum*), muss deshalb für die zu der Sect. *Lecitophora* gehörenden Rhabdocölen sowie für die Allöocölen kennzeichnend sein.

Dagegen kann angenommen werden, dass der vollständig abweichende Charakter des Darmepithels bei den meisten der zu der Sect. *Hysterophora* gehörenden Rhabdocölen (Ausnahme die Gattung *Prorhynchus*) im Zusammenhange mit einer mehr oder weniger ausgeprägten extrazellulären Verdauungswirksamkeit bei diesen Formen steht.

Hiermit ist ja nicht ausgeschlossen, dass die intraplasmatische Verdauung bei der vorigen Gruppe mit einem, wenn auch geringem Grad von extraplasmatischer Verdauungswirksamkeit vereint werden kann, wie die extrazelluläre Verdauung der letzteren Gruppe das Vorkommen auch einer intrazellulären Verdauung nicht ausschliesst.

Wir werden in dem Folgenden die Prozesse während der Verdauungswirksamkeit selbst näher studieren und dabei finden, dass der oben erwähnte Einteilungsgrund der Assimilationsweise bei den Rhabdocölen sich wirklich anwenden lässt.

1. Die intraplasmatische Verdauung.

a. Die Veränderungen der Darmzellen während der Nahrungsaufnahme.

Diese sind von derselben Art wie bei den Tricladen. Die Darmzellen nehmen also auch hier Wasser auf, schwellen an und füllen schliesslich das Darmlumen ganz oder zum grösseren Teil aus. Gleichzeitig senden sie Pseudopodien aus, welche einen Teil der Nahrungskörper umschliessen oder unter einander zu Syncytien verschmelzen.

Als Beispiel der Anschwellungsfähigkeit der Darmzellen kann genannt werden, dass die Darmzellen bei einem *Prorhynchus*, bei welchem sie durchschnittlich 25 μ im Diam. messen, einen Tag nach Fütterung mit Mehlwurmfett einen Diam. von im Durchschnitt 35 μ, in einigen Fällen bis zu 45 μ hatten. Folgenden Tag hatten die Darmzellen in dem übrigen, vorderen Teile desselben untersuchten Exemplars wieder die normale Grösse (18,7—31,2 μ). Ziffern von der Anschwellung der Darmzellen während der ersten Stunden nach der Nahrungsaufnahme — welche ja für die Beurteilung von Interesse gewesen wären wie grosser Teil der Anschwellung der Wasseraufnahme zuzuschreiben ist und ein wie grosser Teil der Aufnahme von Nahrungskörpern — kann ich leider nicht mitteilen. Bei gewissen Formen kann es, wie schon gezeigt worden ist (S. 67), auf Grund der Geneigtheit der Darmzellen Syncytien zu bilden, schwer sein auch bei Hunger-Exemplaren ganze Darmzellen durch die Quetschmethode zu erhalten.

Wie bei den Tricladen scheint die rein phagocytäre Wirksamkeit bei den Darmzellen im Vergleich mit Syncytiierung des Darmepithels eine ziemlich untergeordnete Rolle zu spielen. Wenn man die Darmzellen bei z. B. einer *Phœnocora* untersucht, welche mit Wurmstücken, mit Karmin prepariert, gefüttert worden ist, findet man, dass sie (nach ca. 12 Stunden) oft ein Aussehen haben wie es Textfig. 7 a_1 zeigt. Unter den nicht definierbaren Nahrungspartikeln, die in den Zellen liegen, sieht man auch Bläschen (Vakuolen) mit grossen Karminkörnchen. Ausserdem findet man lose

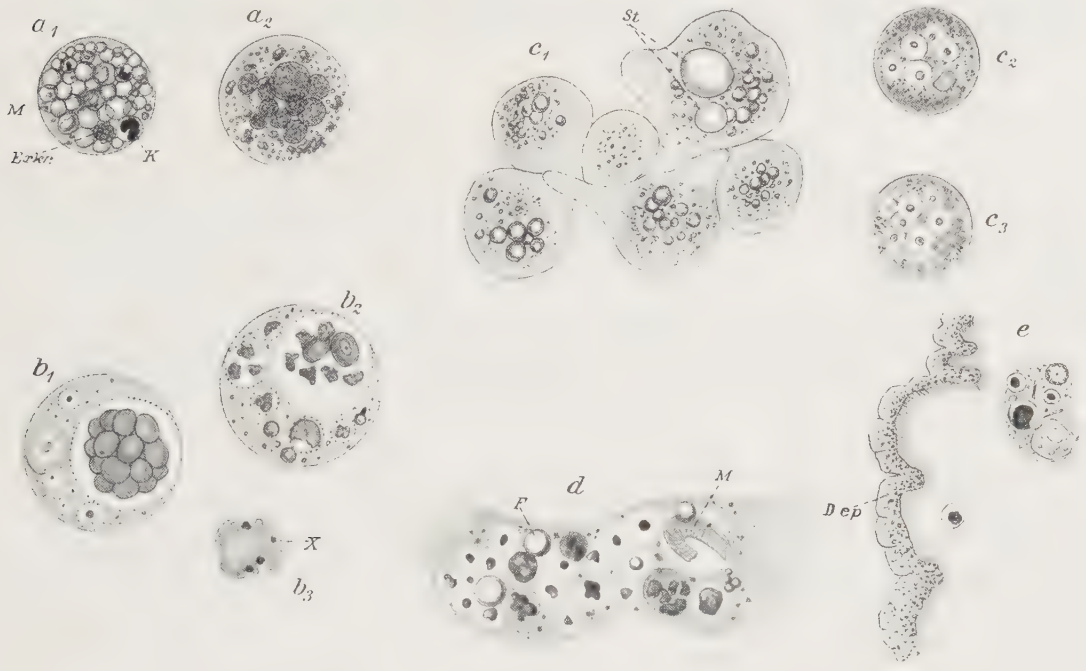


Fig. 7.

a_1—a_2 *Phaenocora unipunctata;* Amöboide Darmzellen mit Exkretpartikeln (Exkr.), Muskelfasern (M) und Karmin (K). — b_1—b_3 *Castrada hofmanni;* Darmzellen. In b_1 eben einverleibten, in b_2 ziemlich stark verdauten Algenzellen. In b_3 ein Chloroplast in einer Vakuole eingeschlossen; X. rotgefärbtes Körnchen. — c_1—c_3 *Prorhynchus stagnalis;* c_1 Darmzellen ein Tag nach Fütterung mit Mehlwurmfett und Stärke (St.); c_2—c_3 Aus demselben Tier, drei Tage nach der Fütterung. — *d Gyratrix hermaphroditus;* Teil des Darmsyncytiums nach Färbung mit Neutralrot (*F* Fettropfen, *M* Muskelfaser). — *e. Macrostomum* sp.; Darmepithel (D. ep.) und Lumen mit Nahrungskörpern.

Muskelfäden, Borsten u. a. Teile der Fütterungstiere. Oft sind diese inkorporierten Körper ebenso lang wie der Durchmesser der freien Zellen, mitunter sogar länger, so dass die Zelle sich ausstrecken muss, um sie zu umfassen.

Wie aus dem Vorhergehenden hervorgeht, nehmen die Darmzellen auch unverdauliche Partikel auf (Karmin, Stärkekörner u. s. w.). Man kann hiervon Gebrauch machen, um ein Mass von der Inkorporierungsfähigkeit zu bekommen. Textfig. 7 c_1 veranschaulicht eine Sammlung ausgepresster Darmzellen von *Prorhynchus stagnalis*, einen Tag nach der Fütterung mit Stärke und Mehlwürmerfett. Man sieht eine Zelle, die neben einer Menge von Fettröpfchen auch zwei Stärke-

körner (St.) enthält. Das Verhältnis zwischen dem Durchmesser eines inkorporierten Stärkekörnchens und dem Zelldurchmesser erwies sich bei einigen Messungen als 100 : 234, 100 : 300, 100 : 180. Die gleiche starke Inkorporierungsfähigkeit haben, wie früher schon hervorgehoben wurde (S. 68), auch die Darmzellen bei anderen Arten (vergl. Textfig. 5 c_3). Wie es scheint nimmt die Inkorporierungsfähigkeit bei den Darmzellen der Rhabdocölen beinahe ebenso imponierende Proportionen wie bei den Tricladen ein und man muss ebenso wie bei den letzteren voraussetzen, dass diese Fähigkeit feste Körper aufzunehmen nicht gewonnen werden kann, wenn die Darmzellen sich nicht unter einander mehr oder weniger vereinen und dadurch die nahrungsaufnehmende Fläche vergrössern (vergl. auch T. I, F. 8, X).

b. Die Veränderung der Nahrungskörper im Plasma.

Wie bei den Tricladen bilden sich in den meisten Fällen deutliche Vakuolen um die aufgenommenen Nahrungskörpern herum. Längere Nahrungsfragmente, Muskelfasern u. s. w. findet man jedoch direkt von dem Plasma umschlossen, wenigstens während des ersten Tages nach der Nahrungsaufnahme. Sie liegen hierbei oft zusammengerollt oder gefaltet. Wahrscheinlich werden die langen Muskelfäden durch Kontraktionen oder Strömungen in dem Zellplasma zusammengebogen.

Wie bei den Tricladen scheint sich die Vakuolenbildung auch hier hauptsächlich durch die Wasserabsorption einer Sekretschicht zu vollziehen, die man ringsum die Nahrungskörper findet, welche dadurch auch zu grösseren Klumpen zusammengeballt werden. Bei *Prorhynchus* wird das Sekret der grossen cyanophilen Drüsen, wie ich schon früher erwähnte (S. 66), in das Darmlumen ausgestossen, wo die grösseren Sekretballen in kleinere zerfallen. Es ergibt sich, dass diese letzteren mit festhaftenden Nahrungsspartikeln nachher von den amöboiden Darmzellen aufgenommen werden (vergl. T. I). In den blau gefärbten Sekretballen beobachtet man an Schnitten oft auch Karminkörner u. a. unverdauliche Partikelchen eingebettet. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass die erwähnten, für *Prorhynchus* so besonders charakteristischen cyanophilen Drüsen eine die Körnerkolben vertretende Rolle spielen könnten. Wie früher (S. 66) gesagt wurde, sind die letzteren auf den Darmmund konzentriert, fehlen aber wie es scheint im übrigen Darmepithel völlig. Da der Darm bei *Prorhynchus* von einer bedeutenden Länge ist (das Tier erreicht eine L. v. c:a 6 mm bei einer Br. v. < 1 mm), so würde das Körnerkolbensekret, wenn dieses die Aufgabe hat, die ich ihm zuschreibe (vergl. S. 48), für die Nahrungsaufnahme kaum ausreichen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die cyanophilen Darmdrüsen nur um den *hinteren* Teil des Darmes entwickelt sind.

Wenn man die Tiere während des Verdauungaktes mit einer sehr schwachen Neutralrotlösung vital färbt, so findet man, dass sich die Nahrungsvakuolen mit ihrem Inhalt stark rot färben. Auch die rein intraplasmatisch gelegenen Muskelfasern färben sich, wenn auch nicht so intensiv. Während und nach der Verdauung beobachtet man, wie sich die Vakuolen mit eckigen Körperchen oder

äusserst kleinen Körnchen füllen, die sich nachher oft in lebhafter Brown'scher Bewegung befinden. Die Vakuolen vergrössern sich hierbei oft ganz enorm; ich habe Vakuolen bis zu 20 μ (*Phœnocora unipunctata*) im Durchmesser gemessen. Dass die Grösse der Vakuolen oft in deutlicher Abhängigkeit zur Grösse der aufgenommenen Nahrungskörpern steht, habe ich schon gezeigt (S. 69). Es ist offensichtlich, dass die vakuolären Einschlüsse sich als unbrauchbare Überreste nach der Verdauung bilden. Sie sind mit den gelbbraunen Ballen identisch, die man bei ungefärbten Tieren findet, (Textfig. 7 a_2). In diesen Ballen kann man auch Karminkörnchen u. a. unverdauliche Stoffe der Nahrung finden. Diese Defäkationsprodukte werden später abgestossen und finden sich bei hungernden Exemplaren nicht vor.

Die Vakuolenflüssigkeit scheint, wie bei den Tricladen, ungefähr neutral zu reagieren. Ich habe, mit Hilfe von Lackmus, Kongorot, Neutralrot oder Alizarin, keine Reaktionsveränderungen derselben beobachten können. Die grössere oder kleinere Geneigtheit der Nahrungsvakuolen, Neutralrot aufzunehmen, hängt sicherlich mit der Spaltung der eingeschlossenen Nahrungskörper zusammen und der Fähigkeit der gebildeten Spaltungsprodukte, Farbstoffe zu speichern. Die grossen Vakuolen, welche nur die unverdaulichen Reste der Nahrung einschliessen, werden selten gefärbt.

Die Spaltung der aufgenommenen Nahrungskörper geschieht immer bedeutend schneller als bei den Tricladen. Schon drei Tage nach einer reichlichen Fütterung mit Mehlwurmfett waren die Fettropfen in den meisten Darmzellen bei *Prorhynchus stagnalis* vollständig verschwunden, und statt dessen fanden sich eine Menge Vakuolen, jede mit einem zentralen runden Konkrement vor. Ausserdem fanden sich im Zellplasma zahlreiche feine Körnchen und kleine schwach lichtbrechende Bläschen, die sich bei Zusatz einer schwachen Neutralrotlösung sehr stark färbten.

Ähnliche Verhältnisse kann man auch bei anderen Arten beobachten. Wenn man *Gyratrix* in reinem Wasser ohne Nahrung hält, wird man schon nach einem oder mehreren Tagen finden, dass die sonst reichlich vorkommenden gelbroten Tropfen im Darm so gut wie vollständig verschwunden und von einer Menge Vakuolen, jede mit ihrem Konkrement, ersetzt sind. Auch Muskelfasern in den Darmvakuolen verschwinden ungefähr gleichzeitig mit den Fettropfen.

In den Vakuolen der Darmzellen bei den *Castrada*-Arten habe ich oft grössere oder kleinere Ansammlungen von Algenzellen in allen möglichen Verdauungsstadien gefunden, von solchen, die noch mit einem deutlich grünen, halbmondförmigen Chloroplast versehen waren, bis zu formlosen, braungelben Körnermassen (Textfig. 7 b_1—b_2). Bisweilen waren die Darmzellen von den braungelben Körnerresten der Algenverdauung völlig erfüllt. Nicht selten wurden ganze und stark angegriffene Algen zusammen in ein und derselben Vakuole beobachtet; gewöhnlich lagen jedoch die weniger angegriffenen Algen in getrennten, kleineren Vakuolen, während die stärker verdauten Algenkörper vielfach zusammen in Vakuolen vorkamen, welche oft sehr gross waren. Es deutet dies auf eine Verschmelzung der Nahrungsvakuolen

zu immer grösseren Vakuolen hin. Die Algenchromatophoren zeigen hierbei neben dem Farbenwechsel auch charakteristische Zeichen des Zerfressenwerdens. Diese treten als Aushöhlungen im Umkreise der Chloroplasten auf. In den Höhlungen liegen oft kleine, braunrote Körnerreste. Indem die Aushöhlungen immer weiter in die Chloroplastmasse hineindringen, zerfällt diese nach und nach in eine grössere oder kleinere Anzahl Körner; durch Verschmelzung von mehreren solchen körnerhaltigen Vakuolen sind die erwähnten Körnermassen entstanden.

c. Worauf beruht die intraplasmatische Verdauung?

Es ist deutlich, dass die verdauende Kraft des Darmsyncytiums (bezw. der Darmzellen) bei den Rhabdocölen grösser ist als bei den Tricladen. Man kann sich fragen, worauf das beruht. Zwei Möglichkeiten sind denkbar: 1) die verdauenden (amöboiden) Darmzellen erzeugen *selbst* die Verdauungsflüssigkeiten (Enzyme), welche die Spaltung der Nahrungskörper verursachen. Da es nicht bewiesen werden kann, dass sie Sekret nach aussen (in das Lumen) absondern, muss in dem Falle angenommen werden, dass das Sekret seine Wirksamkeit nur auf die in dem Plasma aufgenommenen Nahrungskörper ausübt. 2) Die Verdauungsfermente stammen von den Drüsen, die im Zusammenhang mit dem Verdauungsapparat stehen.

Es ist natürlich äusserst schwer oder, richtiger gesagt, unmöglich eine sichere Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten zu treffen. Wenn ich also die Berechtigung des erstgenannten Gesichtspunktes nicht leugnen will, so glaube ich doch, dass ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den Tricladen mehr für die Richtigkeit des letzteren Erklärungsgrundes spricht. Ich habe nicht finden können, dass die Darmzellen bei den hier behandelten Rhabdocölen sich während der Verdauung in irgendeiner im Vergleich mit den Tricladen abweichenden Weise verhalten. Mikroskopisch kann man keine geformten Profermente in den Assimilationszellen aufweisen, wenigstens nicht von dem gleichen Charakter, wie die, welche bei *Paramaecium* vorkommen.

Dagegen haben wir bei den Rhabdocölen Drüsenzellen und Drüsensekrete gefunden, welche in funktioneller Hinsicht bei den Tricladen kein Gegenstück haben dürfte. Während die *Pharynxdrüsen* bei den letzteren nur ein Sekret abzusondern scheinen, dessen Aufgabe es ist den Pharynx an das Beutetier befestigt zu halten (siehe S. 19), so muss es sich bei den Rhabdocölen statt dessen so verhalten, dass das Sekret der Pharynxdrüsen mit der Nahrung selbst intim vermischt wird. Der tonnen- oder rosettenförmige Pharynx bei den meisten Rhabdocölen ist dadurch, dass nicht der Pharynx selbst (wie bei den Tricladen), sondern die äussere Mundöffnung gegen den Körper des Beutetieres angesetzt wird, während der Nahrungsaufnahme frei beweglich. Alle die komplizierten Bewegungen des Pharynx gehen darauf aus teils die Nahrungsmasse in die Pharyngealtasche (den trichterförmigen Raum zwischen dem Aussenmund und dem Pharynx) einzusaugen, teils die Nahrungsmasse aus der Pharyngealtasche weiter zum Darm zu transportieren. Durch die kräftigen intrapharyngealen Muskelkontraktionen muss dass Sekret der Pharyngeal-

drüsen ausgepresst und mit der Nahrungsmasse gemischt werden. Hierzu kommt noch weiter das Sekret, welches von denjenigen Drüsen abgesondert wird, welche bei vielen Formen an dem Übergang zwischen Pharynx und Darm einmünden (die »Oesophagealdrüsen») und das wahrscheinlich gemischte Sekret, welches von den im Darm ausmündenden Drüsen bei *Prorhynchus* produciert wird.

Wenn wir weiter die Beschaffenheit des Sekrets bei den Tricladen und den Rhabdocölen vergleichen, so ist der am meisten auffallende Unterschied der, dass, während das Pharyngealdrüsensekret bei den vorigen von Neutralrot nicht gefärbt wird, es dagegen bei den Rhabdocölen mehr oder weniger reichlich stark färbbare Sekretkörner enthält. Ja, bei zahlreichen Arten haben wir gefunden, dass gewisse Drüsenzellen (Lateraldrüsen, Kreuzdrüsen) speziell auf Absonderung eines solchen Sekrets eingerichtet sind.

Über die physiologische Bedeutung dieser vital färbbaren Drüsenzellen (Lateraldrüsen, Kreuzdrüsen) ist es mir jedoch nicht gelungen vollständige Klarheit zu bekommen. Den allgemeinen Gesichtspunkten über die Grundlagen der Vitalfärbung zufolge, die in der letzten Zeit von v. Möllendorff (1918 *a*, *b*), Nirenstein (1920) u. a. ausgearbeitet wurden (vergl. die Einleitung), muss man annehmen, dass das Sekret der Lateral- und Kreuzdrüsen aus sauren (lipoiden?) Plasmakolloiden besteht, die als Speicherungssubstrat für Vitalfarbstoffe dienen (siehe die Einleitung). Es ist bekannt, dass Sekrete, die von fermentbildenden Drüsenzellen abgesondert werden, sich durch Vitalfarbstoffe oft intensiv färben. Derartig gefärbte Granula hat man z. B. in den Speicheldrüsen, im Pancreas und in den Becherzellen des Dünndarmes gefunden (vergl. v. Möllendorff 1920). Es liegt deshalb nahe anzunehmen, dass die Lateral- und Kreuzdrüsen für Sekretion eines Verdauungssekrets spezialisiert sind. Bei *Stenostomum* habe ich tatsächlich Erscheinungen beobachtet, welche stark dafür sprechen, dass das vital färbbare Sekret, welches in einer geringen Menge von den körnigen Pharyngealdrüsen abgesondert wird, ein Ferment enthält, welches bei der extrazellulären Verdauung in Wirksamkeit tritt (vgl. S. 87). Welche spezielle Fermenteigenschaften dieses Sekret besitzen könnte, ist jedoch unsicher. Eine makroskopische Fermentuntersuchung dieser kleinen Formen lässt sich kaum ohne ein sehr grosses Versuchsmaterial ausführen. Da es unter allen Umständen unmöglich sein würde ein reines Pharynxextrakt zu erhalten (noch weniger Extrakt nur von Lateral- bezw. Kreuzdrüsen!), muss wohl der Wert einer solchen makroskopischen Enzymuntersuchung, was diese Drüsen betrifft, als ziemlich problematisch angesehen werden. Durch vergleichende Untersuchung mit nahestehenden Formen ohne solche stark vitalfärbbare Drüsen würde man vielleicht gewisse Haltepunkte zur Entscheidung der Frage erhalten.

Auch die Möglichkeit, dass das Sekret als Betäubungsmittel oder Gift den Beutetieren gegenüber dient, muss indessen mit in Betracht genommen werden [1]. Ich halte diese Möglichkeit für desto wahrscheinlicher als auch die Drüsenzellen, welche

[1] Das giftige Sekret in den Nesselkapseln von *Hydra viridis* färbt sich, wie ich gefunden habe, sehr stark mit Neutralrot.

bei vielen rhabdocölen Turbellarien in das Vorderende (die »Stäbchendrüsen» der Mesostomiden) oder den Rüssel (*Calyptorhynchia*) einmünden, vital färbbare Sekretkörner enthalten. Die an dem Mundrand von *Macrostomum* ausmündenden Rhabditendrüsen enthalten gleichfalls derartige färbbare Körner.

Welche Funktion dem Sekret der Lateral- bezw. Kreuzdrüsen zukommt lasse ich vorläufig unentschieden. Es scheint mir aber, dass man zunächst unter den beiden eben hervorgehobenen Möglichkeiten — der enzymatischen oder der toxischen — zu wählen hätte. Es ist ja jedoch keinesfalls ausgeschlossen, dass das fragliche Sekret Ferment- und Gifteigenschaften vereinigen könnte.

Ich habe die Sekretion des vital färbbaren Sekrets während der Fütterung untersucht, teils bei Jungen, teils bei älteren Exemplaren von *Mesostoma lingua*. Eine grössere Anzahl Jungen mit stark gefärbten Lateraldrüsen (vgl. S. 60) wurde auf 2 Kulturen verteilt: A. Nahrungs- und B. Hungerkultur. Zu der vorigen wurden täglich einige Stücke von einem getöteten *Asellus* gesetzt. Nach drei Tagen fand ich bei allen Exemplaren in der A-Kultur die Lateraldrüsen vollständig entfärbt oder mit nur einigen roten Sekretkörnern, während die Lateraldrüsenfärbung bei den Exemplaren in der B-Kultur unverändert war. Die letzteren wurden danach auf derselben Weise wie die Exemplare in der A-Kultur ausgefüttert. Nach zwei Tagen zeigten die meisten Exemplare deutliche Spuren von Entfärbung (oft einseitige Drüsenfärbung), aber erst nach weiteren drei Tagen waren alle Exemplare vollständig entfärbt. Hieraus scheint hervorzugehen, dass die Entleerung des vital färbbaren Sekrets im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme vor sich geht. Bei Versuchen mit älteren Exemplaren, wo nicht nur die Lateraldrüsen sondern auch die Pigmentzellen stark mit Neutralrot gefärbt waren, konnte ich dagegen keinen so deutlichen Unterschied in der Entfärbungsgeschwindigkeit zwischen den Lateraldrüsen bei gefütterten Tieren und bei Hungertieren konstatieren. Zwar kann man auch hier finden, dass die Sekretfärbung bei den gefütterten Tieren abnimmt, aber die Entfärbung geht sehr langsam vor sich (bei einem Versuch ziemlich ungeschwächte Färbung nach 10 Tagen). Dieses beruht wahrscheinlich auf einer fortschreitenden Infiltration des Farbstoffes von umgebenden Geweben (die Pigmentzellen stark gefärbt!), so dass, wenn nach und nach neues Sekret sich bildet, dieses gleichzeitig auch gefärbt wird.

Auch die *Oesophagealdrüsen* enthalten mehr oder weniger reichliche Mengen von färbbaren Sekretkörnern. Diese Oesophagealdrüsen dürften von spezieller Bedeutung sein bei Formen, wo der Pharynx nur eine geringe Anzahl Drüsenzellen enthält (z. B. die Dalyelliden und im allgemeinen Formen mit Tonnenpharynx).

Ich bin also geneigt diesen verschiedenen Drüsensekreten die relativ schnelle Verdauung zuzuschreiben, welche die aufgenommenen Nahrungsstoffe in den Darmvakuolen erleiden. Speziell sollten die vital färbbaren Sekretkörner geformte Profermente von derselben Sorte wie z. B. bei *Paramaecium* präsentieren können. Das übrige Pharyngealdrüsensekret sollte zur Aufgabe haben können, teils die Profermente zu

aktivieren, teils die Nahrungskörper mit einer Sekrethülle, welche gleichzeitig Ferment enthält, zu umgeben. Wir kommen hierauf in dem Folgenden näher zurück.

2. Die extraplasmatische (extrazelluläre) Verdauung.

Diese Verdauungsweise habe ich bei den zu Sect. *Hysterophora* gehörenden Rhabdocölen typisch entwickelt gefunden (Ausnahme: die Gattung *Prorhynchus;* vgl. das Vorhergehende). Die folgende Beschreibung gründet sich hauptsächlich auf Untersuchungen von *Stenostomum leucops.*

Wir haben schon hervorgehoben, dass die hierher gehörenden Formen die Beuteobjekte ganz verschlucken, was sicherlich darauf beruht, dass ihr Pharynx sich nicht zum Aussaugen der Beute eignet. Ihre Raubgier ist gross. *Stenostomum leucops* kann sogar Tiere verschlingen, die grösser sind als er selbst, z. B. kleine Naiden. *Microstomum* lebt ja, wie bekannt, zum grossen Teil von *Hydra*, welche er nur, auf Grund einer gewissen Taktik, verschlucken kann (siehe Martin 1910). Bezeichnend für die Raubgier bei den *Macrostomum*-Arten ist es, dass ich einmal nicht weniger als 13 völlig unverdaute Daphnien im Darm eines 4 Millimeter langen Exemplares von einer hierher gehörenden Art (sp. ?) antraf. Die Daphnien, von denen einige noch schwache Lebenszeichen von sich gaben, lagen dicht gepackt, so dass der Darm starkt gespannt war.

Die gefressenen Beutetiere findet man nicht selten in allen möglichen Zersetzungsstadien in ein und demselben Tiere. Während einige sich noch in frischem Zustande im Darmlumen bewegen, zeigen andere bereits starke Spuren der Zersetzung; von den Rotatorien findet man oft nur einzelne Kiefern und Chitinpanzer. Diese Erscheinungen können nur durch eine ausgeprägte extrazellulare Verdauung erklärt werden. Um ungefähr eine Vorstellung davon zu erhalten, wie schnell die extrazellulare Zersetzung bei *Stenostomum* wirkt, habe ich einige Exemplare 10 Tage hungern lassen (nach 10 Hungertagen ist der Darm immer frei von Nahrungsresten). Darauf wurden die Tiere mit einer Pipette auf *Salvinia*-Blätter mit reichlicher Rotatorien-Besetzung gesetzt. Am folgenden Tage (nach 22 Stunden) erwies es sich, dass einige Exemplare vollständig verdaute Rotatorien enthielten.

Wo werden die Stoffe abgesondert, die eine so kräftige Wirkung haben? Aus der Beschreibung, die ich oben von den Darmepithelzellen gegeben habe, dürfte es deutlich hervorgehen, dass sie nicht aus dem Darmepithel stammen können. Die Körnerkolben sind zu stark fluktuierende Gebilde, um in Betracht kommen zu können (vergl. auch S. 43—48) und die Flimmerzellen haben nicht den geringsten Drüsencharakter; von den Amöboid- und Exkretzellen kann man ohne weiteres absehen. Im Darmlumen selbst werden also sicherlich keine lösenden Stoffe abgesondert und übrigens würde deren Wirkung durch die beträchtlichen Wassermengen, die das Tier mit der Beute zusammen verschluckt, bedeutend abgeschwächt werden. Es bleiben somit bloss die Pharynxdrüsen übrig, deren Schleimsekret die Beute bei der Passage des Pharynx einhüllt.

Unter was für Reaktionsverhältnissen wirken die auflösenden Fermente? Ich habe Lackmuskörner und Alizarin oder gelöstes Kongorot in Wasser mit einigen Exemplaren *Stenostomum* suspendiert. Die in den Darm aufgenommenen Partikel haben nie derartige Veränderungen gezeigt, aus denen man auf Anwesenheit von Säure hätte schliessen können. *Salvinia*blätter mit darauf festsitzenden Rotatorien sind mit Neutral- und Kongorot vital gefärbt und nach Abspülung mit reinem Wasser in ein mehrere Exemplare *Stenostomum* enthaltendes Wasser gebracht worden. Die im Darm aufgenommenen, gefärbten Beuteobjekte, hatten keinerlei Farbenveränderung erfahren. Diese Versuche schliessen also das Vorkommen freier H-Jonen, bezw. OH-Jonen aus. Dagegen kan man wohl nicht behaupten, dass saure Stoffe überhaupt nicht mitwirken können, denn sie können an Kolloide gebunden sein, wobei ihre Dissociation auf ein Minimum beschränkt wird. Eigentlich dürfte das Pharyngealsekret zum Teil solche saure Kolloide enthalten, denn seine vitale Färbbarkeit spricht unter anderem dafür.

Durch den Schleimgehalt des Pharyngealsekrets wird erreicht, dass die grossen Beuteobjekte leicht in dem Darm hinabgleiten und dass die Darmwände nicht durch Auswüchse, Stacheln u. s. w. beschädigt werden; das Pharyngealsekret klebt gewissermassen an der Beute fest und kann unter einer verhältnismässig starken Konzentration wirken. Von letzterem habe ich mich dadurch überzeugt, dass ich *Stenostomum* mit Butterfett fütterte, das durch Schmelzen mit Sudan III oder Scharlach R. gefärbt war. Das Fett wurde im Wasser in kleinen Tropfen emulgiert und von den Tieren mit Gier angenommen, die sich dabei in Massen an der Wasseroberfläche sammelten. Nach einigen Stunden wurden sie in reines Wasser übergeführt. Alle untersuchten Exemplare hatten rote Fettröpfchen im Darm und *jedes Fettröpfchen war mit einer mehr oder weniger dicken hyalinen Schleimhülle umgeben.*

Ich habe auch die Veränderungen der Nahrung, die im Darme vor sich gehen, näher zu verfolgen versucht. Die mit Sudan gefärbten Fettröpfchen zeigten bald eigentümliche Zerfressungs-Erscheinungen. Oft schienen sie zuerst an einem Punkte ihrer Oberfläche angegriffen und zerfressen zu werden, wobei sich häufig kleine rote Bruchstücke bildeten; darauf traten gleiche »Korrosionserscheinungen» an anderen Stellen auf, und schliesslich zerfiel der grosse Fettropfen in eine Anzahl kleinerer, oft dicht geballter Tropfen (T. II, F. 5). Nach ungefähr 24 Stunden befanden sich die meisten im Darmlumen verbliebenen Tröpfchen in dem Stadium, wie Fig. 5 *c* es zeigt. Der äussere Teil der kugelrunden Schleimhülle war infolge eingesprengter, äusserst kleiner Splitter, mehr grau geworden; in dem zentralen, immer noch hyalinen Teil befand sich ein minimales Fettröpfchen, welches jedoch mitunter auch fehlte.

Um die eigentümlichen Korrosionserscheinungen bei den Fettröpfchen zu erklären, stellte ich folgende Arbeitshypothese auf: die Enzyme kommen in ihrem inaktiven Zustande als Granula in der Schleimhülle vor (vielleicht identisch mit den vital färbbaren Körnchen im Pharyngealsekret) und werden, je nach der Ver-

teilung der Granulapartikel in der Schleimhülle, auf einen oder auf verschiedene Punkte der Fettröpfchenoberfläche wirken. Dieses kann offenbar zu lokalen Veränderungen in der Oberflächenspannung der Fettröpfchen mit daraus folgenden Unregelmässigkeiten in der Umgrenzung führen; hierbei bilden sich gleichzeitig kleine Mengen von Fettsäuren oder Verbindungen von ihnen, die allmählich als kleinere Körner oder Splitter in den peripheren Teilen der Schleimhülle ausgefällt werden.

Um die Richtigkeit dieser Theorie zu prüfen, wurden erst eine Anzahl Tiere in einer sehr schwachen Neutralrotlösung gefärbt. Sie wurden mit der Pipette mehrere Mal in reines Wasser überführt und schliesslich mit durch Sudan gefärbtem Fett, wie vorher, gefüttert. Im Darm der gefütterten Exemplare konnte man bald Fettröpfchen bemerken, die von einer schwach diffus rotgefärbten Schleimhülle umgeben waren. *In jeder Schleimhülle war eine grössere oder kleinere Anzahl äusserst kleiner roter Körner* (T. II, F. 4). Diese waren oft besonders schwer zu entdecken, da sie gleichförmig zerstreut in der Schleimhülle vorkamen [1]. Bei den stärker angegriffenen Fettröpfchen zeigten sie indessen eine sehr ausgesprochene Konzentrierung und lagen hier besonders dicht um eine durch ihre helle Farbe stark hervortretende Blase angesammelt. Diese Beobachtungen erinnern in auffallender Weise an die Erscheinungen bei gewissen Protozoen, wo man bei Vitalfärbung gefunden hat, dass sich gefärbte Granula, die als Profermente betrachtet werden, um jede Nahrungsvakuole ansammeln. Es gibt jedoch auch Verschiedenheiten; während die Vakuolen bei den Protozoen den Nahrungskörper vollkommen umschliessen und die Neutralrotkörner in die Vakuolen eindringen — wo sie wesentliche Veränderungen durchmachen, wobei die Reaktion der Vakuole sich von einer sauren in eine alkalische verwandelt — kann etwas Ähnliches in Bezug auf die Neutralrotkörner und die wasserklaren Bläschen bei *Stenostomum* nicht beobachtet werden. Ich habe niemals feststellen können, dass Körner in die Bläschen eingedrungen sind, oder dass sich diese gefärbt hätten. Wenn aber an einer Stelle eine fermentative Zersetzung des Fettes und eine hierdurch hervorgerufene Veränderung in der Oberflächenspannung die Entstehung einer »Pseudopodie» veranlassen würde, so würde es durch Zusammenpressung des Schleimmantels an dieser Stelle zu einer passiven Konzentrierung der Granulapartikel kommen, die nun deutlicher als eine rotgefärbte Zone um das Bläschen herum hervortreten [2]. *Man muss deshalb, wie schon hervorgehoben worden ist, annehmen, dass das lipolytische Ferment auf gewissen Punkten mit den Fettropfen in Berührung kommt und dadurch seine Wirkung ausübt, wobei die Fettropfen in kleinere Tröpfchen zerfallen, wobei gleichzeitig Teile derselben aufgelöst werden.*

In Fig. 4 (T. II) werden die 4 Fettröpfchen von einer gemeinsamen, eine An-

[1] Diese Körner sind in der Abbildung (T. II, F. 4) bedeutend grösser dargestellt als sie bei der entsprechenden Vergrösserung erschienen. Die Schleimhüllen waren schwach diffus rot (in der Abbildung ungefärbt).

[2] Dass die roten Körner nicht abgesprengte Teile der Fettkugeln oder deren Lösungsprodukte sind ergibt sich daraus, dass sie bei ungefärbten Tieren, die mit gefärbtem Fett gefüttert wurden, nicht beobachtet werden konnten.

zahl lichtbrechender Körner enthaltenden Schleimhülle zusammengehalten. Nach Ott werden kleinere Nahrungspartikel durch das Flimmerepithel der Mundhöhle beständig in dieselbe hineingewirbelt und hierbei von dem Sekret der Pharyngealdrüsen umhüllt. Auf diese Weise bilden sich offenbar die fermentreichen Schleimhüllen ringsum die Fettröpfchen. Von Zeit zu Zeit werden die aufgefangenen Nahrungspartikel verschluckt und beim Passieren des Pharynx von einem gemeinsamen Sekret umgeben. Im Darm des Tieres kann man oft mehrere solche Nahrungsballen beobachten (Textfig. 7 *e*). Diese wirbeln oft, vom Flimmern des Darmepithels getrieben, mit grosser Geschwindigkeit im Darmlumen umher. Die Nahrungsballen ihrerseits können so zusammenkleben, dass sie mitunter eine durch die ganze Länge des Tieres gehende Nahrungsmasse bilden.

Durch eine zufällige Beobachtung scheint die Entstehung der lichtbrechenden Körner in den peripheren Schleimhüllen ihre Erklärung zu finden. Das bei Fig. 4, F_2 (T. II) abgebildete Fettröpfchen wurde dabei beobachtet, wie es sich ausstreckte und eine kleine Portion abteilte, die aus der Hülle herausgepresst wurde und sich im selben Augenblick entfärbte. Der abgeschnürte Teil glich vollständig den übrigen lichtbrechenden Körnern im Nährkörper. Diese bestehen also wenigstens teilweise aus Resten der eigentlichen Verdauung. Derartige Reste liegen, wie beschrieben, auch in den Schleimhüllen um die einzelnen Nahrungspartikel und werden wohl nach beendigter Verdauung in der Umgebung verstreut.

Andere von den lichtbrechenden Körnern, besonders die, welche nicht selten grössere oder kleinere zusammenhängende Ballen oder Klumpen bilden, sind wieder Exkretprodukte, die von den in den Darmwänden vorkommenden Exkretzellen herstammen (siehe S. 66 und Teil II).

Grössere Beutetiere werden natürlich direkt verschlungen und gleichfalls in Sekret eingehüllt. Die Verdauung von z. B. Rotatorien scheint teils dadurch vor sich zu gehen, dass Fermente in die Öffnungen des Hautskeletts des Beutetieres eindringen, und teils dadurch, dass die dünnen intersegmentalen Häute zerstört werden.

Nach obigen Ausführungen kann wohl kaum in Zweifel gezogen werden, dass die extrazellulare Verdauung bei Stenostomum von vorwiegender Bedeutung ist. Ebensowenig kann man daran zweifeln, dass sie sich unter Einwirkung von extrazellularen Fermenten vollzieht; es muss ein lipolytisches und wahrscheinlich auch ein proteolytisches Ferment vorhanden sein. Es gibt aber kein amylolytisches Ferment, denn aufgenommene Stärkekörner erfahren im Darm nicht die geringste Veränderung.

Ganz ähnliche Erscheinungen während der Verdauungsprozesse als die, welche wir näher bei *Stenostomum* studiert haben, können auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* beobachtet werden. Es kann also ebensowenig wie bei *Stenostomum* bezweifelt werden, dass die Verdauungsflüssigkeiten auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* eine kräftige Fermentwirkung haben, als dass sie aus den Pharyngealdrüsen kommen müssen. Welche spezielle Aufgabe die am Mundrande von *Macrostomum* ausmündenden Stäbchendrüsen haben, ist schwer zu sagen. Man hat darauf hingewiesen, dass die spitzen Stäbchen in die weicheren Teile der Beutetiere eindringen

und diese dadurch töten oder betäuben können (auch die Massen von Stäbchen, die am vorderen Ende ausströmen, sollen diese Aufgabe haben). Ich glaube, man kann sich hierbei mit Recht fragen, ob nicht auch gleichzeitig ein Verdauungssekret in die Beute gespritzt wird (erythrophile vital färbbare Körnchen kommen im Stäbchendrüsensekret vor). Die Stäbchen würden somit dem Fermente den Weg bahnen. Das Beuteobjekt würde also bereits beim Passieren des Mundrandes eines *Macrostomum* vom Verdauungsferment durchtränkt werden und die tiefer einmündenden Pharyngealdrüsen umgeben es ausserdem noch mit einer äusseren Schleimhülle. Da die Stäbchen ohne Zweifel auf dieselbe Weise, wie sie es im Wasser tun, auch im Inneren des Beutetieres anschwellen und verschleimen, so können sie ausserdem die inneren Gewebe desselben auflockern und die Verdauung noch mehr beschleunigen.

3. Kommt eine gemischte intra- und extraplasmatische Verdauung bei den Rhabdocölen vor?

Wir haben in dem Vorhergehenden eigentlich nur gezeigt, dass die Verdauung bei den Rhabdocölen überwiegend intra- (1.) oder überwiegend extraplasmatisch (2.) sein kann. Es fragt sich jetzt ob nicht in dem vorigen Falle auch eine, wenn auch vielleicht weniger hervortretende extraplasmatische Verdauung nachgewiesen werden kann und umgekehrt.

Rein teoretisch genommen kann eine extraplasmatische Verdauung sehr gut neben einer mehr oder weniger überwiegend intraplasmatischen Verdauung vorkommen. Ich habe darauf hingewiesen, dass die Verdauungsgeschwindigkeit bei den Rhabdocölen grösser ist als bei den Tricladen, und dass dieses Verhältnis wahrscheinlich auf das Vorkommen von Verdauungsenzymen in dem Sekret der Pharyngeal- und Oesophagealdrüsen zurückzuführen ist. Diese Enzyme haben also Möglichkeiten rein extraplasmatisch zu wirken.

In der Realität dürfte jedoch eine solche extraplasmatische Verdauung bei den zur Gruppe 1. gehörenden Formen eine recht kleine Bedeutung haben. Dies beruht teils darauf, dass die Nahrung, welche in den Darm hineinkommt, gewöhnlich dieselbe stark fragmentierte, zur Inkorporierung schon dienliche Beschaffenheit wie bei den Tricladen zu haben scheint, teils darauf, dass das Darmepithel auch hier sehr schnell die Veränderungen erfährt, welche die Inkorporierung der Nahrungskörper in das verdauende Plasma mit sich führt.

Unter den zu der Sect. *Lecitophora* (v. Graff) gehörenden Rhabdocölen habe ich nur betreffs der *Dalyellia*-Arten gefunden, dass die Beutetiere in der Regel ganz verschluckt werden. Wenn man das Verhalten des Darmepithels während der Verdauung bei einer *Dalyellia* und einem *Stenostomum* vergleicht, wird man jedoch grosse Verschiedenheiten finden. Das Darmepithel bei dem Letzteren verändert auch während der stärksten Verdauungswirksamkeit nicht merkbar seine Form und lässt immer noch ein weites Darmlumen offen, in welchem die Beutetiere sich frei bewegen

können, so lange sie noch lebend sind. Bei den *Dalyellia*-Arten wieder schliesst sich das Darmepithel vollständig um den gefangenen Körper des Beutetieres herum. Durch geeignetem Deckglasdruck ist es mir nicht selten gelungen den ganzen Darm einer *Dalyellia* mit einem dort eingeschlossenen Beutetier (einer Rotatorie oder dergl.) zu isolieren. Das Beutetier lag wie in einer dicht ansitzenden Zwangsjacke, die vom Darmsyncytium gebildet wurde; bei seinen Bewegungen konnte es wohl die Darmwand ausdehnen, konnte sich aber aus seinem Gefängnis nicht befreien.

Tatsächlich besteht kein grosser Unterschied zwischen der Verdauungsweise einer *Dalyellia* und einer acölen Turbellarie. Formell gesehen liegen wohl die Beuteobjekte bei der Vorigen in einem Darmlumen, welches bei der Letzteren fehlt; in der Realität werden aber die Beutetiere in beiden Fällen unmittelbar von dem verdauenden Syncytium umgeben. Das Darmlumen einer *Dalyellia* ist nur, kann man sagen, temporär zu einer das Beutetier umgebenden Vakuole im Darmsyncytium verwandelt worden. Im Letzteren können indessen die Nahrungskörper des mehr oder weniger aufgelösten Beutetiers direkt aufgenommen werden und danach eine wirklich *intraplasmatische* Verdauung durchmachen.

Wir gehen darnach zu der Frage über, ob umgekehrt die *extraplasmatische* Verdauung, wie wir sie bei *Stenostomum* studiert haben, auch in Vereinigung mit einer *intraplasmatischen* Verdauung vorkommt. Meine mit Verfütterung von feinen Karminsuspensionen, Tusche u. s. w. angestellten Experimente zeigen, dass die gefärbten Partikel zusammen mit den Nahrungssubstanzen zu kleinen Bällen vereinigt werden. Die Nahrungsstoffe verschwinden bald, wobei sich die Darmzellen gleichzeitig mit Öltröpfchen füllen; ich habe nie beobachtet, dass die Darmzellen Farbpartikel aufnehmen, auch wenn ich die Tiere wochenlang in den Suspensionen hielt. Ott nimmt an, dass die seiner Ansicht nach pseudopodienartigen Cilienfortsätze der Flimmerzellen sich um die Nahrungskörper zusammenlegen können, die nachher durch das Einziehen der Cilien in die Zellen eingezogen werden. Wenn diese Ansicht richtig wäre, so müsste man im Flimmerbesatze recht oft Fettröpfchen und derartige Partikel eingeschlossen finden; ich habe jedoch etwas derartiges weder an ausgepressten Flimmerzellen noch an lebenden Tieren feststellen können. Weiterhin müsste man erwarten, dass das Flimmern nach einer reichlichen Fütterung bedeutend nachlassen müsse, da ja eine ganze Reihe von Cilien so zu sagen an den Nährpartikeln verankert sind und andere wiederum, mit Nahrungskörpern belastet, in die entsprechenden Zellen eingezogen werden. Ich habe indessen derartige Erscheinungen nicht beobachten können. Ausserdem ist, wie ich bereits früher nachzuweisen suchte, der Ausgangspunkt für die Ott'sche Theorie — der Pseudopodien-Charakter der Cilien — falsch. Schliesslich haben meine Experimente mit der Verfütterung von gefärbtem Fett gezeigt, dass die Darmzellen niemals die roten Fettröpfchen aufnehmen. Dagegen kann man oft, besonders nach längerer Fettfütterung, beobachten, dass das ganze Darmepithel nach einiger Zeit eine hübsche, deutlich gelbe Färbung erhält. Hiermit kann die ebenso deutliche grüne Färbung des Darmepithels der Tiere verglichen werden, die von Algen gelebt haben, trotzdem man in demselben

niemals Chlorophyllkörper antrifft. In beiden Fällen dürfte der Farbstoff durch Lösung und Resorption in das Epithel gelangt sein.

Durch die Untersuchungen Pflüger's (1900) wissen wir, dass Sudan III und Scharlach R. in den Fettkomponenten und ihren Derivaten löslich sind. Wenn diese in die Darmzellen hineindiffundieren, so müssen sich die Fettröpfchen, sowohl die zuvor in den Zellen vorhandenen wie die in denselben neu gebildeten, schwach färben. Dieses ist auch bei *Stenostomum* der Fall. Wenn das Fett im Darm nicht zersetzt, sondern direkt aufgenommen würde, so müsste bei den obigen Versuchen die eine oder andere Zelle sowohl ungefärbte (präexistierende) als auch rotgefärbte, soeben aufgenommene Fettröpfchen enthalten. Dies ist auch bei *Dendrocoelum* und im allgemeinen bei Formen mit intraplasmatischer oder intrazellularer Verdauung der Fall. Bei *Stenostomum* dagegen scheinen sich auch die präexistierenden Fettröpfchen zu färben. Die Schlussfolgerung muss also die sein, dass die Fettröpfchen nicht direkt, d. h. im unveränderten Zustande, von den Darmzellen aufgenommen werden können. Was für Karmin, Tusche, Fettröpfchen u. s. w. gilt, dürfte auch für feste Partikel im allgemeinen Geltung haben. *Auf amöboidem Wege nehmen also die Darmzellen bei der erwähnten Art keine Nahrungsstoffe auf.*

Die Verdauung bei Stenostomum leucops ist also ausschliesslich extrazellulär bezw. extraplasmatich.

Mehrere Wahrscheinlichkeitsgründe sprechen, wie wir gesehen haben, für diesen Satz:

1. Die Effektivität der extrazellulären Verdauung macht eine intrazelluläre ziemlich überflüssig.

2. Der Bau des Darmes (eine weite und geräumige Darmhöhle, ein verhältnismässig niedriges Epithel) lässt das Vorkommen einer irgendwie hervortretenden intrazellularen Verdauung unwahrscheinlich erscheinen.

3. Die Darmzellen enthalten niemals definierbare Nahrungspartikel.

4. Das kräftige Flimmern der Darmzellen scheint mehr für die Verteilung der gelösten Nährstoffe auf die resorbierende Oberfläche geeignet zu sein als wie eine intrazellulare Aufnahme von Nahrungskörpern zu begünstigen; es scheint eher, als ob das Flimmern diese Körper, sofern sie frei beweglich sind, daran hindern sollte mit den Darmzellen in einen Kontakt zu kommen, der Phagocytose möglich machen würde.

Auch bei *Microstomum* und *Macrostomum* scheinen die Darmzellen nicht die Fähigkeit zu besitzen feste Nahrungskörper aufzunehmen. Meine Versuche mit *Microstomum lineare* (Fütterung mit zerhackten *Asellus* mit Zusatz von Karmin, Stärke und anderen festen Stoffen), sind jedoch recht unvollständig, was teils darauf beruht dass die Tiere nicht gerne etwas von der fraglichen Nahrung aufnahmen, teils darauf, dass sie während der Versuche nicht lange lebten; schon am folgenden Tage fand ich die Tiere oft blasig aufgeschwollen und wenig beweglich.

Ich kenne nur einen Umstand was darauf hindeuten könnte, dass die flimmernden Darmzellen wirklich feste Partikel der Nahrung aufnehmen können. Ich denke

dabei an das Vorkommen von Nesselzellen in den Darmzellen bei *Microstomum lineare* und einigen anderen *Microstomum*-Arten sowie bei *Stenostomum Sieboldii*.

Diese Nesselzellen stammen tatsächlich, wie wir durch Martin's hübsche Untersuchung (1908) wissen, von aufgefressenen Hydren.

Da die Versuche uns nicht haben zeigen können, wie eine Aufnahme von solchen festen Körpern in die Darmzellen möglich ist, müssen wir versuchen wo möglich durch einen Vergleich mit den, gleichfalls mit Nesselbatterien versehenen Aeoliden, welche in dieser Hinsicht etwas näher studiert sind (Grosvenor 1903), diesbezüglich zu einem Resultat zu kommen. Bei *Aeolis* liegen die Nesselzellen in den äussersten Endzweigen des stark verzweigten Darmes, die in die für *Aeolis* charakteristischen Rückenfortsätze (»cerata») eindringen. Diese letzten Darmdivertikel bilden kleine Bläschen (»Cnidosacs») und jedes solches Bläschen steht durch einen Cilienkanal in Verbindung mit einem Gastraldivertikel. Die Aeoliden leben von Hydroiden, die im Darme und dessen Verzweigungen verdaut werden. Die isolierten Nesselkapseln werden durch die Cilienkanäle in die Nesselsäcke eingeführt und von deren Epithelzellen (»Cnidoblasten») oft in grosser Zahl in ein und dieselbe Zelle aufgenommen. Jede Kapsel wird darauf von einer »Membranous cyst» umgeben, welche wahrscheinlich von kleineren und schmäleren epithelialen Zwischenzellen abgesondert wird, vielleicht auch von den Cnidoblasten selbst. Das Zellplasma der Cnidoblasten degeneriert und besteht somit in fertigem Zustande aus einem membranösen Bläschen, welches eine oder mehrere Nesselzellen und Reste des Zellplasmas enthält. Die Nesselzellen ordnen sich so, dass die Explosion in der Richtung nach aussen hin vor sich gehen kann. Was in diesem Zusammenhang am meisten interessiert, ist die Art und Weise, wie die nesselkapselführenden Zellen ihren fremden Inhalt aufnehmen. Grosvenor (l. c.) sagt hierüber kurz und bündig: »the cnidoblast . . . ingest nematocysts at its opposite end, which remains naked and amoeboid». Nähere Angaben über diese Einzelheit werden nicht gemacht, man kann aber aus dem Vergleich mit anderen Mollusken, bei denen die Leber (»Mitteldarmdrüse») feste Nahrung aufnehmen kann (vgl. Biedermann 1911 S. 958), gewisse Schlussfolgerungen ziehen. Es scheint als ob bei den Mollusken bloss diejenigen Nahrungspartikel, die den Resorptionszellen unmittelbar aufliegen, an deren schleimhaltigen Fläche sie sich festgesetzt haben, auf amöboidem Wege aufgenommen würden; die zentraler im Lumen liegende Nahrung wird erst durch extrazellular abgesonderte Enzyme zersetzt, an denen die Molluskenleber bekanntlich reich ist.

Ich glaube, dass bei den mit Nesselzellen ausgerüsteten Turbellarien ähnliche Verhältnisse vorliegen. Die freie Fläche des Darmepithels bei einem *Microstomum* ist immer von einer recht dicken Sekretschicht bedeckt, die scheinbar von den gut entwickelten Körnerkolben gebildet wird. Sie ist auf der Fig. 1. (T. I) als eine schwärzliche Begrenzung des Darmepithels einwärts erkennbar.

Eine verschlungene *Hydra* muss das Darmlumen beträchtlich ausweiten; ihre von Pharyngealdrüsensekret bekleidete Körperoberfläche kommt bei *Microstomum* in intimen Kontakt mit dem Darmepithel. Es ist möglich, dass die trennenden Sekret-

schichten ein Explodieren der Nesselkapseln verhindern. Die die Schleimschicht imprägnierenden, lösenden Fermente greifen die *Hydra* an, ihr Körperepithel wird aufgelöst und die Nesselkapseln werden auf diese Weise freigemacht. Als an der Oberfläche liegende Körper setzen sie sich leicht in der Sekretschicht des Darmepithels fest, und es bedarf somit in Wirklichkeit bloss einer schwachen amöboiden Tätigkeit der Darmepithelzellen um die fremden Körper in sich aufzunehmen. Der nähere Verlauf dieses Prozesses entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis. Man kann jedoch annehmen, dass er sich auf die gleiche Weise wie z. B. bei *Hermaea* vollzieht. Bei dieser kann man nach Brüel (zit. n. Biedermann 1911, S. 958) beobachten, wie nach der Nahrungsaufnahme grosse Mengen verschiedener Algenchromatophoren in allen Leberstämmen und -zweigen zerstreut vorkommen, teils frei im Lumen, teils an den Wänden haftend; man kann sehen, wie die Zellwände sich um die letzteren wallförmig erheben und einige Nahrungskörper mit einer dünnen Plasmaschicht umgeben, wodurch dieselben in das Innere einer der äusseren Zellvakuolen gelangen.

Diese Auslegung scheint jedoch im Widerspruch mit früher erwähnten Erscheinungen zu stehen, denen zufolge z. B. Karminkörner in der Nahrung nie von den Darmzellen aufgenommen werden. Es muss aber hervorgehoben werden, dass die mehr oder weniger frei beweglichen Karmin- oder Stärkekörnchen nie in denselben intimen Kontakt mit den Darmzellen kommen wie die Nesselzellen der den Darm ausdehnenden *Hydra*.

Es könnte ja auch darauf hingewiesen werden, dass bei *Hydra* gewisse Körper phagocytiert, andere dagegen zurückgewiesen werden. Hier tritt jedoch die amöboide Bewegungsfähigkeit der Darmzellen stark hervor, was aber, nach Hadzi (1906), kein Hindernis dafür bietet, dass Blutkörperchen des Frosches, die in die Gastralhöhle injiziiert wurden, niemals von den Entodermzellen aufgenommen werden, ebensowenig wie Stärkekörner. Die Darmzellen besitzen somit eine gewisse Wahlfähigkeit, die nicht ausschliesslich von der Verdaulichkeit der Nahrung bestimmt wird, denn die im Darmlumen liegenden Blutkörperchen werden bereits nach kurzer Zeit angegriffen und zersetzt, während andererseits die Stärke eine für die *Hydra* völlig unverdauliche Nahrung ist. Ob dieselbe Erklärung auch auf *Microstomum* angewandt werden kann, will ich dahingestellt sein lassen. Kepner (1920) glaubt, dass eine derartige ausgeprägte Wahlfähigkeit vorhanden sei und sagt: »the cells of the endoderm must distinguish between the nematocysts and other solid or rounded objects within the enteron just as an Amoeba distinguishes between food and non-food» (S. 269). In Wirklichkeit bietet es jedoch eine neue Schwierigkeit festzustellen, worauf das Wahlvermögen der Darmzellen beruhen sollte.

V. Zusammenfassung und allgemeine Schlussfolgerungen.

Bei den bis jetzt untersuchten tricladen und rhabdocölen (incl. allöocölen) Formen finden wir folgende Verdauungsarten:

1. Eine ganz oder hauptsächlich *intraplasmatische Verdauung:* bei *Dendrocoelum* und wahrscheinlich den Tricladen im Allgemeinen, weiter bei den allermeisten Rhabdocölen und zwar bei allen denen, die zur Sect. *Lecitophora* v. Graff gehören sowie der Gattung *Prorhynchus* aus der Sect. *Hysterophora.* Wahrscheinlich gehören auch die Allöocölen im Allgemeinen zu dieser Gruppe.

2. Eine *extraplasmatische* (extrazellulare) *Verdauung*: bei allen Rhabdocölen der Sect. *Hysterophora* v. Graff, mit Ausnahme der Gattung *Prorhynchus.*

Zu 1. Die assimilierenden Darmzellen dieser Gruppe zeigen eine deutliche amöboide Bewegungsfähigkeit und haben keine typische Cilienbekleidung. Diese Zellen, die eine grosse Neigung zu Syncytienbildung haben, bilden deshalb gewöhnlich keine typische Epithelschicht. Besonders während der Verdauung sind sie grossen Form- und Grössenveränderungen unterworfen: 1) Sie vergrössern und verlängern sich durch Wasseraufnahme und können das Darmlumen völlig ausfüllen; dadurch und im Zusammenhang mit 2) der amöboiden Beweglichkeit wird 3) die Geneigtheit der Darmzellen, syncytiale Verbindungen mit einander einzugehen vergrössert, was ihrerseits die Aufnahme der Nährkörper in das verdauende Plasma begünstigt.

Die Beutetiere werden in der Regel mit Hilfe eines mehr oder weniger kräftigen, muskulösen, kompliziert gebauten Pharynx ausgesogen. Wo ganze Beuteobjekte verschlungen werden (z. B. bei den *Dalyellia*-Arten), werden sie — ähnlich wie bei den »Acölen» — von dem Darmsyncytium allseitig dicht umgeben und verdaut.

Bei den Tricladen scheinen fermenterzeugende Drüsenzellen zu fehlen und die Pharyngealdrüsen nur die Aufgabe haben den Pharynx an der Beute zu befestigen, um die Aussaugung der letzteren zu erleichtern. Die Resorption geht deshalb äusserst langsam von statten.

Bei den Rhabdocölen münden am Pharynxmunde und an der Innenseite des Pharynx Drüsenzellen, die hauptsächlich Schleim, aber zugleich auch ein vital färb-

bares Sekret produzieren. Einige Formen haben besondere Pharyngealzellen, die *nur* ein derartiges vital färbbares Sekret absondern (die Lateraldrüsen bei den Typhloplaniden, die Kreuzdrüsen bei *Acrorhynchus* und *Polycystis*). Dieses vital färbbare Sekret wird im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme entleert und hat wahrscheinlich auflösende oder giftige Eigenschaften (vielleicht mit einander kombiniert), die eine Tötung oder eine schnellere Verdauung des Beutetieres bewirken. Dass das Pharyngealdrüsensekret bei den Rhabdocölen in höherem Masse als bei den Tricladen an der Verdauung beteiligt ist, kann wohl mit dem grösseren Nahrungsbedürfnis und dem lebhafteren Stoffwechsel jener kleinen, rührigen Turbellarien in Zusammenhang gebracht werden.

Zu 2. Das Darmepithel besteht bei dieser Gruppe aus deutlich begrenzten, flimmernden Zellen, die keine amöboide Bewegungsfähigkeit haben und deshalb ein gegen das Darmlumen deutlich abgesetztes Epithel bilden. Syncytienbildungen fehlen (Ausnahme: *Alaurina*?). Das Darmlumen ist immer geräumig. Die Beutetiere werden ganz verschlungen und durch schnell wirkende Verdauungssekrete aufgelöst. Diese Verdauungssekrete werden zusammen mit Schleim von den Pharyngealdrüsen abgesondert, deren Ausführungsgänge auf der Innenseite des einfachen Pharynx münden.

Neben den assimilierenden Darmzellen (Amöboidzellen, Flimmerzellen) gibt es im Darmepithel Drüsenzellen, die sogenannten Körnerkolben. Diese spielen, meiner Ansicht nach, bei der eigentlichen Verdauung keine grössere Rolle. Sie sondern ein agglutinierendes Sekret ab, das bei der *Nahrungsaufnahme*, der *Vakuolenbildung* und der *Defäkation* von Bedeutung ist.

Im ersten Falle, wobei die Nahrungspartikel durch das Sekret verkittet werden, wird eine bessere Inkorporierung der aufgenommenen Nahrungspartikel gewährleistet. Auch begünstigt das Kolbensekret wahrscheinlich direkt die Pseudopodien- und Syncytienbildung dadurch, dass es die Berührungsfläche zwischen einem Nahrungskörper und dem entsprechenden Teil des Darmepithels vergrössert (Herabsetzung der Oberflächenspannung der Darmzellen). Die Nahrungskörper werden leichter festgehalten (festgeklebt), bis die intraplasmatische Inkorporierung beendet ist.

Im zweiten Falle kann das Drüsensekret durch Wasserabsorbtion zur Vakuolenbildung ringsum die Nahrungskörper beitragen.

Im dritten Falle, wobei die unbrauchbaren Nahrungsreste und die Abfallsprodukte verkittet werden, wird eine bessere Entleerung der Fäkalstoffe erzielt, was bei den Formen mit stark verzweigtem Darm (den Tricladen) von besonderer Bedeutung ist. Das Fäcesmaterial sammelt sich beim Defäkationsakte im Darmlumen selbst an. Das kurz vorher in den Darm gepumpte Wasser wird nämlich durch kräftige Muskelbewegungen im Darme hin und her gepresst und reisst die in den distalen Teilen der Darmzellen (bezw. des Syncytiums) liegenden Abfallsprodukte los.

Da die Körnerkolben keinerlei für die Verdauung notwendigen Fermente absondern, können sie mitunter fehlen. Dies ist der Fall bei gewissen Rhabdocölen besonders dort, wo der syncytiale Charakter des Darmepithels stark ausgeprägt ist.

In einzelnen Fällen enthalten die Körnerkolben neben gewöhnlichem, nicht färbbarem Sekret auch vital färbbare Granula (*Uteriporus*, *Phaenocora*, *Monocelis*). Diese Körner und Tropfen zeigen sich im Allgemeinen erst nach einer gewissen Zeit nach der Färbung, weshalb sie durch Farbenabsorbtion und gleichzeitiger Volumsvergrösserung gewisser saurer Plasmakolloide (Endoplasmakörner) entstehen scheinen. Sie werden mit dem eigentlichen Körnerkolbensekret entleert. Ihre physiologische Bedeutung ist unbekannt.

Man fragt sich nun, welche von den oben charakterisierten Verdauungsarten die ursprünglichere ist. Da die Sect. *Hysterophora* als ein in manchen Beziehungen vom Turbellarien-Stamm abweichender Zweig betrachtet werden kann, so kann man wohl mit Recht die intraplasmatische Verdauung, als die ursprünglichere betrachten. Sie hat auch die unvergleichbar weiteste Verbreitung unter den Turbellarien und wird auch bei den am einfachsten gebauten Turbellarien (den »Acölen») angetroffen.

Verschiedene Tatsachen sprechen dafür, dass die extraplasmatische Verdauung eine spätere Errungenschaft der hysterophoren Rhabdocölen ist. Bei *Prorhynchus* finden wir noch eine ausgeprägte intraplasmatische Verdauung. Bei anderen Formen, besonders bei *Stenostomum leucops*, kommen unter den flimmernden Darmzellen auch solche vor, die eine starke amöboide Bewegungsfähigkeit zeigen. Diese haben jedoch jede Bedeutung als nahrungsaufnehmende Zellen verloren. Aus ihnen gehen wahrscheinlich die eigentlichen Resorbtionszellen (Flimmerzellen) hervor, wobei die Pseudopodien, wenigstens teilweise, zu fixen Cilien umgewandelt zu werden scheinen. Dass die amöboide Nahrungsaufnahme den Flimmerzellen nicht von vornherein fremd ist geht aus ihrer Fähigkeit hervor bei gewissen hierher gehörenden Arten (z. B. *Microstomum lineare*) Nesselkapseln aus gefangenen Beutetieren (*Hydra*) aufzunehmen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass man zwischen »acölen» und »cölaten» Turbellarien kaum eine scharfe Grenze ziehen darf. Das Darmlumen bei den letzteren ist in der Tat oft wenig konstant. Bei der Nahrungsaufnahme tritt eine mehr oder weniger ausgeprägte Rückkehr zu dem acölen (Ursprungs-?) Stadium ein. Die Darmepithelzellen gehen in einander über und bilden Syncytien. Auch die Grenze des Darmepithels nach aussen (gegen das Mesenchym) ist nicht immer deutlich (z. B. bei *Phaenocora*). Ja, bei gewissen Formen (*Gyratrix*, *Acrorhynchus*, *Polycystis*, vielleicht bei allen mit einem Rüssel versehenen Rhabdocölen) liegen die Kerne der Darmzellen unmittelbar unter der äusseren Körpermuskulatur (vergl. Textfig. 3). Legen wir hierzu die Tatsache, dass die Syncytiierung des Darmepithels vielleicht bei keinen Rhabdocölen so ausgeprägt ist wie gerade bei diesen Formen, so geht hieraus hervor, dass die Grenze zwischen den Acölen und den Cölaten, wenn man mit diesen Ausdrücken nur die Beschaffenheit des verdauenden Syncytiums, bezw. des Darmes beabsichtigt, ziemlich fliessend ist. Die Gefahr, die systematische Einteilung auf morphologische Verschiedenheiten eines Organsystems zu gründen,

welches so starke funktionelle Formvariationen zeigt, wie in dem vorliegenden Falle liegt offen zu Tage. Auf eine nähere Diskussion der systematischen Fragen, welche sich hieran anschliessen, können wir uns jedoch in diesem Zusammenhange nicht einlassen.

Wenn wir die Verdauungsverhältnisse bei den Tubellarien vergleichen mit dem, was man in dieser Hinsicht betreffs der *Coelenteraten* weiss, so bieten sich in vielen Hinsichten interessante Analogien. Wir werden hier nur auf die Verhältnisse bei den *Actinien* Rücksicht nehmen. Die in den Flimmerstreifen der Mesenterialfilamente bei den Actinien eingebetteten Drüsenzellen scheinen kein verdauendes Sekret abzusondern. Überhaupt kann man aus den zahlreichen Versuchen, die betreffs der Verdauung bei den Actinien gemacht worden sind, schliessen, »dass ein Verdauungssekret in irgend erheblicher Menge in den *Gastralraum* weder von den Mesenterialfilamenten noch überhaupt vom Entoderm ausgeschieden wird» (Biedermann 1911, S. 473). Vielleicht kann das Sekret, welches von den erwähnten Mesenterialdrüsen abgesondert wird, dieselbe agglutinierende und zusammenbindende Bedeutung haben wie das Körnerkolbensekret bei den Turbellarien. Hierfür spricht, dass die Mesenterialfilamente, die während der Verdauung ein dichtes Netz von Fasern um das Beuteobjekt bilden, an diesem mit grosser Stärke festhalten. »Verfüttert man an Actinien Sardinenstücke, so findet man deren Reste am anderen Tage an den Mesenterialfilamenten festhaftend vor. Man kann die Fäden mit ihrer Beute herausschneiden, konservieren, einbetten, ohne dass beide Gebilde sich trennten» (Jordan 1907). Möglicherweise würde dieses Drüsensekret ausserdem dieselbe Rolle wie der Schleim in dem Pharyngealdrüsensekret bei *Stenostomum* spielen können, wenn es gilt Fermentwirkungen auf die Nahrungsobjekte zu überführen und zu konzentrieren (vgl. auch Jordan 1913, S. 643). Denn tatsächlich müssen wir wohl, betreffs den Actinien, das Vorkommen eines extrazellulär wirkenden Verdauungssekrets voraussetzen, wenn auch deren Wirkungsgebiet streng an die Kontaktflächen zwischen den Mesenterialfilamenten und den Beuteobjekten gebunden zu sein scheint. Es wäre ja unleugbar eine gewisse Verschwendung, wenn dieses verdauende Sekret direkt in den mit Wasser gefüllten Gastral-Raum ausgeschieden werden würde (vergl. *Stenostomum*).

Die von den Beuteobjekten auf diese Weise gewonnenen Nahrungspartikelchen werden bei den Actinien direkt in das verdauende Mesenterialepithel aufgenommen (mit Ausnahme der Zellen in den Drüsen- und Flimmerstreifen), dessen Zellen wie bei den meisten Turbellarien sich durch »ihre amöboide Beweglichkeit und die Fähigkeit, sich zu einer Art von Plasmodium zu vereinigen, welches die Beutetiere allseitig umfliesst» (Biedermann l. c., S. 478) auszeichnen.

Es liegt nahe an die analogen Verhältnisse bei den Tricladen zu denken. Die Nahrungsspaltung geht, wie ich gezeigt habe, auch bei diesen nur in direkter Be-

rührung mit dem verdauenden Plasma von statten. In beiden Fällen fehlen extraplasmatische (extrazelluläre) in das Darmlumen abgesonderte Enzyme.

Die intrazellulare oder intraplasmatische Verdauung scheint jedoch bei den Actinien in einem Tempo vor sich zu gehen, das mehr an die Verhältnisse bei den Rhabdocölen als bei den Tricladen erinnert. Tatsächlich konnte Mesnil (1901) im Extrakt aus den Mesenterialfilamenten bei *Anemonia sulcata* und *Adamsia Rondeletii* das Vorkommen einer »Actinoprotease» nachweisen, deren Wirkung ziemlich unabhängig von der schwach sauren Reaktion der Darmvakuole zu sein scheint. Ein Gramm Fibrin löst sich bei 36° C. binnen 24 Stunden in einem kbcm 0,1 % Extrakt. Doch scheint die Lösung der Eiweissubstanz von der Art dieser Substanzen recht abhängig zu sein (Krebsmuskeln lösten sich 4 mal so schnell wie Vertebratenmuskeln). Auch eine Fettspaltung (durch »Actinolipase») konnte konstatiert werden, obwohl mit Sicherheit nur bei Anwendung von Monobutyrin.

Mehr zweifelhaft scheint es dagegen zu sein, ob ein direkter Vergleich zwischen der Verdauungsphysiologie bei den Turbellarien und den übrigen Plathelminthen angestellt werden kann, besonders da diese letzteren spezialisierte Parasiten sind. Hierzu kommt, dass diese in fraglicher Hinsicht verhältnismässig wenig untersucht sind. Die *Cestoden* haben ja gar keinen Darm. Ein Wasserextrakt von zerdrückten und mit Alkohol oder Alkohol-Aether fettextrahierten Taenien, zeigte sich, laut Fredericq (1878) vollständig inaktiv. Dagegen fand Kobert (1903) stark fibrinverdauende Fermenteigenschaften beim Hundbandwurm, *Echinorhynchus* und *Distomum hepaticum* (sogar bei Formalinexemplaren von den letzteren bewahrt) und Abderhalden (1911) konstatierte reichliche Tyrosinbildung um zerstückte Bandwürmer, welche in einer 25-%-igen Seidenpeptonlösung bei 37° gehalten wurden. Diese Resultate zeigen, dass die proteolytischen Fermente überall in den Geweben der Tiere gebildet werden. Die Verdauungsfermente bei z. B. einem *Distomum* kommen, wie wir daraus schliessen können, nicht nur im Darm vor, ja, es ist nicht einmal sicher, dass sie dort in grösseren Mengen als in anderen Teilen des Tierkörpers gebildet werden.

Dass der Darm manchmal tatsächlich eher den Charakter eines Verwahrungsraumes als eines Verdauungsorganes in eigentlicher Meinung haben kann, zeigen uns die interessanten Verhältnisse bei dem Blutegel. Es ist bekannt, dass das in den Darm des Blutegels aufgenommene Blut sich frisch und fliessend erhält dank der antikoagulierenden und wahrscheinlich auch bakteriziden Eigenschaften des Speicheldrüsensekrets.

Nicht genug hiermit! Die chemische Untersuchung des im Darm aufbewahrten Blutes zeigt, »dass der gesamte Farbstoff noch an koagulierbares Eiweiss gebunden ist, dass *trotz eines Aufenthaltes von z. B. 2—4 Monaten* in einem 'Verdauungs'-Organ die grössere Menge des Eiweisses nicht abgebaut ist» (Pütter 1907—08). Die Veränderungen im Blute beschränken sich hauptsächlich darauf, dass das Blut eine dunklere schwarzrote Farbe annimmt, welches auf der Reduktion des Blutfarbstoffes beruht, sowie darauf, dass das Blut eine stark konzentrierte, beinahe sirupartige Konsistenz bekommt. Auch die Blutkörper selbst bewahren sehr lange

ihr Aussehen. Erst nach mehreren Monaten beobachtet man zahlreiche entfärbte, mehr oder weniger geschwollene Blutkörper; dazu diffundiert das Hämoglobin hinaus und bildet hier und da Kristallisationsprodukte. Auch die Muskelfasern, welche sich in dem Darminhalt befinden können, bewahren ihr Aussehen nach Monaten (s. Biedermann) unverändert.

Ein Vergleich der Verdauungsverhältnisse bei den Tricladen und dem Blutegel liegt sehr nahe. Schon die Divertikelbildung des Darmes ist ja ein äusserer Berührungspunkt zwischen einem Tricladen und einem Blutegel. In beiden Fällen geht die Verdauung sehr langsam vor sich. Werden die Tiere mit Blut gefüttert, so tritt zwar eine Reduktion des Blutfarbstoffes (Blutegel) oder dessen Übergang in stabilere O.-Häm.-Verbindungen (Tricladen) ein, aber keine mehr tiefgreifende Zerteilung weder von diesem oder von dem Stroma der Blutkörper. Das Hämoglobin kann hinausdiffundieren und Krystalle bilden. Der langsamen Nahrungszerteilung entspricht in beiden Fällen eine besonders ausgeprägte Hungerresistenz, bei dem Blutegel (laut Spiess, s. Biedermann) $2\,^1/_2$ Jahr. Eine Verschiedenheit ist ja wieder, dass die Darmzellen beim Blutegel nicht die Fähigkeit zu haben scheinen feste Nahrungskörper aufzunehmen. Dagegen finden wir bei anderen Egeln, dass der hintere Teil des Darmkanals, der eigentliche Darm, aus Zellen mit phagocytären Eigenschaften besteht, welche Karmin und andere feste Partikel aufnehmen können. Etwas Näheres über die intrazelluläre Verdauung in diesem Teil des Darmkanals ist jedoch nicht bekannt.

Jordan (1913) ist geneigt den verzweigten Darmtypus bei niederen Evertebraten in Zusammenhang mit dem wachsenden Körpervolumen und der Abwesenheit eines kompensierenden Blutgefässsystems zu setzen. Der im allgemeinen geringe Nahrungsbedarf und die grosse Hungerresistenz bei hierher gehörenden Formen macht jedoch eine solche Erklärungsweise weniger annehmbar. Auch bei Formen mit entwickeltem Blutgefässsystem, kommen ja übrigens solche Divertikelbildungen nicht selten vor (vergl. die Nemertinen, *Aphrodite*, Aeoliden, »Mitteldarmsdrüsen» bei Schnecken, Muscheln, Crustacéen u. s. w.), wenn sie auch manchmal, wie bei *Aphrodite*, speziellen Zwecken dienen können. Verhältnisse, wie wir sie bei den Egeln und Tricladen antreffen, machen es eher wahrscheinlich, dass die Darmverzweigung, wenigstens bei diesen Formen, im Zusammenhang mit ihrem Bedarf steht grössere Mengen von Nahrungsstoffen als Reservevorrat abzulagern, wenn etwa ungünstige Nahrungsverhältnisse eintreten sollten. Als Blutsauger oder Raubtiere sind sie oft der Gefahr ausgesetzt kürzere oder längere Hungerperioden durchzumachen. Die Vergrösserung der Oberfläche des Darmepithels ermöglicht ausserdem ein vollständigeres Entfernen der in umgebenden Geweben gebildeten Exkretionsprodukte (vergl. Teil II).

ZWEITER TEIL

DIE EXKRETION

1. Geschichtlicher Überblick.

Nachdem VAN BENEDEN (1850) und GEGENBAUR (1852) festgestellt hatten, dass das Wassergefässsystem[1] der Plathelminthen nicht, wie man früher glaubte, irgendein Respirationsorgan sei, sondern wahrscheinlich mit der Exkretion zu tun habe, hat man sich im allgemeinen damit begnügt dieses Organsystem als Ableitungsweg für die gebildeten Abfallsprodukte zu betrachten, ohne experimentelle Untersuchungen anzustellen. Die Erklärung hiefür liegt wohl darin, dass man sich bei diesen Tieren nicht der gleichen Untersuchungsmetoden (Injektionen, chemische Analyse des Exkretinhalts der Emunktorien[2] u. s. w.) bedienen kann, wie sie gewöhnlich für andere Tierformen angewendet werden.

Ein Versuch, die Exkretion bei hierhergehörigen Formen mit Hilfe von Farbstoffen zu studieren, wurde jedoch schon frühzeitig von KOWALEVSKY (1889) gemacht. Er fütterte einen Hund mit Leberstücken, welche *Echinococcus* enthielten, und gab ihm dann drei Monate lang Ammoniakkarmin in der Nahrung. Bei den entwickelten Tänien war »das Wassergefässsystem ... ziemlich rot gefärbt; besonders rot waren die grösseren seitlichen Stämme» (S. 128). Leider bekommen wir nicht zu wissen, ob die Farbe auf dieses Organsystem beschränkt war.

Später hat WILLEM (1910) sich einer ähnlichen Versuchsmetode bedient, um die Exkretion bei Trematoden zu untersuchen. Er liess die Versuchstiere (*Distomum clavigerum* RUD.) in Froschblut liegen, dem er Ammoniakkarmin, Methylenblau u. a. Farbstoffe zugesetzt hatte, welche auf diese Weise von den Tieren mit der Nahrung aufgenommen wurden. Nur mit Ammoniakkarmin erhielt er einige Färbungsresultate. Die Wassergefässkonkremente erwiesen sich als rosagefärbt, auch der flüssige Inhalt in den Kanälen und der Blase nahm einen deutlich rötlichen Farbenton an; »mais les conditions dans lesquelles on doit observer ces phénomènes et les reflux de liquide qui résultent des compressions extérieures, ... ne permettent pas de reconnaître de manière certaine quelles sont les régions les plus actives» ... (S. 15).

---

[1] Ich werde im folgenden ausschliesslich diesen Namen des betr. Organes benutzen. Die anderen üblichen Bezeichnungen, wie Exkretionsorgan und Protonephridium, setzen schon eine ganz bestimmte Funktion für dieses Organ voraus, dessen Physiologie ich eben eine möglichst voraussetzungsfreie Untersuchung widmen wollte.

[2] Über den Emunktorium-Begriff s. BURIAN (1910), S. 257—58.

Was die Turbellarien betrifft, so besitzen wir nur eine experimentelle Untersuchung von Löhner (1911), der den Exkretionsprozess bei Acölen studiert hat. Da diese Formen kein Wassergefässsystem besitzen, so muss man hier einen anderen Exkretionsmechanismus voraussetzen. Löhner bediente sich schwacher Neutralrotlösungen in Seewasser und liess die Versuchstiere — hauptsächlich *Convoluta pelagica* (Löhner und Micol.) — darin einige Zeit (1 1/2—2 St.) verweilen. Dann wurden die Tiere in reines Wasser überführt und zu verschiedenen Zeitpunkten untersucht. Er fand, dass die Tiere erst gleichförmig lichtrot gefärbt werden. Darauf konzentriert sich der Farbstoff auf die zentralen Teile (das verdauende Syncytium) und wird ausgestossen, wahrscheinlich durch den Mund.

Die *experimentellen* Untersuchungen über die Exkretion haben somit keine sichere Auskunft über die exkretorische Funktion des Wassergefässsystems ergeben. In der letzten Zusammenstellung von Burian (1913) wird jedoch dieses Organ als Exkretionsorgan par préférance dargestellt und zwar wird die exkretsammelnde Tätigkeit hauptsächlich in die Terminalzellen (Wimperzellen) verlegt. Diese Darstellung gründet sich darauf, dass das Wassergefässsystem bei einer Anzahl von Formen (speziell Trematoden) oft Massen von festen Konkrementen enthält, dass man in gewissen Fällen auch tropfenförmige oder körnige Einschlüsse in den Terminalzellen und Wänden der Wassergefässkanäle gefunden hat und dass bisweilen ein Körnertransport von den Parenchymzellen zu den Terminalzellen beschrieben wurde. — Man kann indessen eine weitere Funktion des Wassergefässsystems voraussetzen: ... »dass dem emunktoriellen Apparate der Plathelminthen und Rotatorien gleich dem der Süsswasserprotozoen die wichtige Nebenaufgabe zufallen dürfte, einem Einstrom vom Wasser in den Körper durch kompensierende Wasserabgabe das Gleichgewicht zu halten» (l. c. S. 427; vgl. auch S. 327).

Von verhältnismässig untergeordneter Bedeutung sind nach Burian einige andere Exkretionsarten.

Feste Exkretionsprodukte können z. B. aufgelagert werden oder, wie das Parenchympigment der Rhabdo- und Allöocölen, einer allgemeinen Oberflächenexkretion unterworfen sein, vor allem durch die sogen. wasserklaren Räume (vgl. T. I, Fig. 3, *W.R.*; Textfig. 11 *e*) in dem äusseren Körperepithel.

Bei Formen ohne »Emunktorien» (Wassergefässsysteme), wie bei den Acölen und bei gewissen parasitisch lebenden Rhabdocölen gehen die Abfallsprodukte mit dem Defäkationsmaterial durch den Mund ab.

Schliesslich hat man bei den mit Algen versehenen Turbellarien Beispiele für eine »photosynthetische Rückverwandlung von Exkretsubstanzen in Nährstoffe» (S. 427).

So weit Burian. In der Tat stehen beinahe alle diese Sätze, was ihre experimentelle Grundlage betrifft, auf so schwachen Füssen, dass es das Richtigste ist nichts als sicher bewiesen vorauszusetzen, wenn es sich um die Exkretionsverhältnisse bei den Turbellarien oder überhaupt bei den Plathelminthen handelt.

II. Untersuchungsmetoden.

Die Untersuchungen gründen sich vornehmlich auf zwei Metoden:

1) Vitalfärbungen mit Neutralrot, Methylenblau, Brillantkresylblau, Alizarin u. a. Farbstoffen.

2) Vergleich der auf diese Weise gewonnenen Resultate mit Beobachtungen über die Exkretionsprodukte bei den untersuchten Formen.

Untersuchungen an Schnitten wurden nur zur Kontrolle gewisser Beobachtungen an lebenden Tieren ausgeführt. Einige Male war es notwendig, das vitale Färbungsbild am Schnitt zu kontrollieren. Leider ist es gegenwärtig nur das Methylenblau, welches sich fixieren lässt [1]. Die gewöhnliche Bethe-Metode [(Ammoniumpikrat-) Ammoniummolybdat-Osmiumsäure mit verschiedenen Modifikationen] ergibt wohl oft eine ausgezeichnete Methylenblaufixierung, lässt aber hinsichtlich der histologischen Details viel zu wünschen übrig. Ich habe gefunden, dass eine kurze Vorfixierung mit irgendeiner Sublimatlösung (am besten Gilson's Mischung [2]) der letzteren Ungelegenheit abhilft.

Die Metode gestaltet sich nach dieser Modifikation folgendermassen:

1) Fixierung 1 bis 10 Min. (je nach der Grösse) in Gilson's Mischung (kalt); die Tiere werden darnach flüchtig mit Löschpapier getrocknet (grössere Formen) oder direkt in

2) 5—8 %iges Ammoniummolybdat (wechseln!) für einige Stunden überführt (am besten in der Kälte).

3) flüchtiges Abspülen mit Wasser;

4) 96 %iger Alkohol 5—15 Minuten;

5) absol. Alk. $^1/_2$—1 Stunde (wechseln!);

6) Xylol, Paraffin u. s. w.;

Der Farbstoff wird ebensogut fixiert wie mit der reinen Bethe-Metode; eine Lösung des Farbstoffes bei der Vorfixierung habe ich nicht beobachtet; ausserdem erspart man die teure Osmiumsäure. Auch in histologischer Hinsicht stehen die

[1] Es ist mir nicht gelungen die Neutralrotfarbe mit Sublimat zu fixieren, wie es Vonviller u. Skraub für Protozoen anwandten (s. Böhm u. Oppel: Taschenbuch d. mikroskop. Technik). Kürzlich fand ich aber eine Metode von Golovine (Golovine, E., Sur le fixage du Neutralroth. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd 19, 1902), die vielleicht bessere Resultate ergeben kann.

[2] Diese Fixierungsflüssigkeit (siehe Böhm u. Oppel) ergibt nach meiner Erfahrung ausserordentlich gute und sichere Fixierungsresultate. Die Tiere strecken sich aus und behalten auch sonst ihr natürliches Aussehen wohl bei, weit besser als bei Anwendung von reiner Sublimatlösung oder von Sublimat-Eisessig.

Präparate kaum solchen nach, die mit reiner Gilson-Fixierung erhalten wurden (vergl. Photo. T. I, Fig. 9). Zur Kernfärbung der Schnitte habe ich mit Vorteil Saffranin (00 Grübler) verwendet (nur $^1/_2$—1 Min. Färbungsdauer!).

Wie bekannt spielen Injektionen eine grosse Rolle als Hilfsmittel bei exkretionsphysiologischen Untersuchungen. Es sind vor allem Ammoniak- und Indigokarminlösungen, die dabei angewendet zu werden pflegen. Die Injektionsmetode kann indessen aus leicht einzusehenden Gründen bei Turbellarien nicht in Frage kommen. Eine Farbenaufnahme nach einem längeren Verweilen der Tiere in einer Farblösung kann ebenfalls nicht beobachtet werden. Nur Vitalfarbstoffe wie Neutralrot, Methylenblau u. a. vermögen die Körper- und Darmwände zu durchdringen.

Die Vitalfärbungsmetode wurde früher von Löhner (l. c.) angewendet (vgl. das Vorhergehende). Ich habe mich bei meinen Untersuchungen dieser Metode in ähnlicher Weise bedient wie er. Um hinreichend deutliche Methylenblaufärbungen zu erhalten, erwies es sich oft als vorteilhaft die Tiere mit Wurmstücken, Schneckenleber u. dgl. zu füttern, die mit starker Methylenblaulösung (1 : 100) gefärbt und mit reinem Wasser abgespült worden waren.

Wenn man die Vitalfärbungsmetode zu Untersuchungen über eine in exkretionsphysiologischer Hinsicht so vollständig unerforschte Tiergruppe wie die Turbellarien verwenden will, muss man sich erst klar zu machen suchen, welche Resultate diese Metode bei der Anwendung an Tierformen gibt, deren Exkretionsphysiologie leidlich gut klargelegt ist. Wenn die Metode überhaupt für exkretionsphysiologische Studien anwendbar sein soll, so muss sich dabei ergeben, dass diejenigen Organe, welche normalerweise bei diesen Tieren Exkretstoffe sezernieren, auch bei der Exkretion von Farbstoffen wirksam sind.

Es erhebt sich also zunächst die Frage: Wie verhalten sich die wohl bekannten Ausscheidungsorgane zu den Vitalfarbstoffen?

Was zunächst die Nieren bei den Vertebraten anbelangt, so weiss man, dass sie Vitalfarbstoffe, die ins Blut oder in die Lymphe injiciert wurden, aufnehmen und ausscheiden. So haben z. B. Höber und Königsberg (1905) Lösungen von Neutralrot, Methylenblau, Bismarkbraun und Toluidinblau in den Rückenlymphsack von *Rana temporaria* injiciert und gefunden, dass die Farbstoffe nach 20—24 Stunden in Vakuolen, besonders in der 2. Schlinge (Tubulus contortus II) angesammelt waren, während die Kapseln ungefärbt, die Glomeruli nur schwach gefärbt waren. Sie fanden auch Farbenausscheidungen in die Kanäle, einerseits in Form von Tropfen derselben Art wie in den Epithelzellen der entsprechenden Partie, andererseits in Form von grösseren, das Lumen erfüllenden Klumpen, welche durch Aggregation der erstgenannten, kleineren Tropfen entstanden waren.

Auch bei den Evertebraten scheinen die Organe, welche normalerweise die Exkretion besorgen, an der Exkretion von Farbstoffen wirksamen Anteil zu nehmen.

Die Insekten scheiden z. B. Methylenblau durch die Zellen in den Malpighischen Anhängen des Darms ab. So beobachtete Pantel (1898) nach Vitalfärbung von *Thrixion halidayanum* die Bildung von grünen Körpern in den Malpighischen Zellen. Diese Körper scheinen den sonst ungefärbten Kalkkörpern zu entsprechen, welche normaliter in den betr. Zellen vorkommen. Pantel fand, dass sie später ins Lumen ausgestossen werden.

Was die Mollusken betrifft, so besitzen wir zahlreiche Angaben darüber, dass injicierte Vitalfarbstoffe durch die Nieren ausgeschieden werden. Cohnheim (1912) hat Untersuchungen an Heteropoden angestellt und u. a. Neutralrot, Nilblausulfat und Alizarin verwendet. Er fand, dass sich zuerst das sogen. schwammige Organ kräftig färbte (schon 1 Min. nach der Injektion); dann färbte sich die kontraktile Blase und zum Schlusse der Ausführungsgang. Was die Pulmonaten betrifft, so haben Kowalevsky (1889) und Cuénot (1892) konstatiert, dass eine Farbstoffausfällung auf den Konkrementen in den Vakuolen der Nephridialzellen stattfindet. Bei seinen Versuchen hat der letztere Forscher nicht bloss Indigokarmin und Ammoniakkarmin, sondern u. a. auch Bismarkbraun und Methylenblau verwendet. Nach Bruntz und Spillmann (zit. n. Burian S. 581) soll bei *Helix* und *Limax* gelöstes Ammoniakkarmin und Methylenblau gesammelt und den typisch exkretorischen Organen zugeführt werden. Was das Methylenblau anbelangt, so soll dieses in Form von Körnern von den Amöbozyten aufgenommen werden. In kleinen Mengen injiciert wird es ganz und gar durch die Nephridien ausgeschieden; bei grösserer Konzentration werden alle möglichen Organe und Zellen gefärbt (Cuénot l. c.).

Auch bei den Anneliden dient das Nephridium als Emunktorium für aufgenommene Farbstoffe. So fand Cuénot (1898) nach Injektion von Methylenblau und Vesuvin (Bismarkbraun) in die Leibeshöhle von *Lumbricus*, dass die Farbstoffe von der Chloragogenbekleidung des Darms aufgenommen werden. Teile der Chloragogenzellen werden nach und nach abgeschnürt und von Phagozyten in die Leibeshöhle aufgenommen, welche sie digerieren und die ungelösten Reste verschiedenen Partien des Körpers, u. a. den Nephridien zuführen. Bei *Tubifex* fand er dagegen, dass sich die Nephridien nicht färben, dass dagegen eine grosse Zahl anderer Organe, speziell die Borstensäcke, sich intensiv färben. Cuénot stellt daher *Tubifex* in Gegensatz zu *Lumbricus*. Bei dem letzteren wird das Exkretmaterial hauptsächlich durch die Nephridien abgeführt, bei dem ersteren dagegen nur durch die Haut.

Da die Versuchsresultate Cuénot's bei *Tubifex* mir etwas unerwartet erschienen, habe ich sie durch eigene Untersuchungen kontrolliert. Statt die Tiere einfach in einer Farblösung liegen zu lassen, wie Cuénot es tat, liess ich sie Schlamm fressen, der früher mit Neutralrot gefärbt worden war. Als ich die Tiere nach ca. 2 Wochen untersuchte, zeigte es sich, dass *die Nephridien längs einer Strecke, die ungefähr das mittlere Drittel der Länge des Tieres umfasste, stark rot gefärbt waren.* Exemplare, welche in reinen Schlamm überführt wurden, erwiesen sich bei einer Untersuchung eine Woche später als entfärbt. — Die Versuche zeigen, dass Farbstoffe auch bei *Tubifex* durch die Nephridien entfernt werden.

Bei *Stylaria* und *Nais* (sp. *elinguis*) zeigen die Nephridien nach meinen Untersuchungen eine ebenso starke Neigung Vitalfarbstoffe aufzunehmen. Wenn man die Tiere einige Stunden in einer kaum merklich gefärbten Neutralrotlösung verweilen lässt, so findet man in den postseptalen Teilen der Nephridien eine Masse roter Tropfen und Körner eingelagert. Diese treten nur in der weiteren Postseptalpartie auf, welche dem Septum zunächst liegt, in deren dicker Plasmawand man schon bei ungefärbten Tieren eine grosse Zahl von Tropfen und blassen, gelblichen oder grünlichen lichtbrechenden Körnern eingelagert findet, was darauf hindeutet, dass die betreffende Partie durch eine besondere exkretorische Funktion ausgezeichnet ist. — Auch die Chloragogenzellen, die Amöbozyten und die Borstensäcke zeigen eine mehr oder weniger starke, granuläre oder tropfenförmige Färbung. Werden die Tiere in reines Wasser überführt, so verschwindet die Färbung gewöhnlich nach einigen Tagen.

Ebenso schöne und ausgeprägte Nephridialfärbungen habe ich bei *Lumbricus* und *Arenicola* erhalten. Die Tiere bekamen entweder mit Neutralrot oder mit Methylenblau gefärbte Erde zu fressen oder es wurden die gelösten Farbstoffe in die Leibeshöhle injiciert. Besonders Methylenblau ergab ausserordentlich schöne granuläre Nephridialfärbungen. Oft zeichneten sich die Kanäle an dem eröffneten Tiere als tiefblaue Striche ab. Auch das Neutralrot ergab kräftige Nephridialfärbungen, obgleich gewöhnlich auch eine grosse Zahl anderer Organe mehr oder weniger stark mitgefärbt wurde (besonders Darmwand und Chloragogen). Neutralrottiere, die in reine Erde überführt wurden, waren im allgemeinen nach ca. 3 Wochen entfärbt. Bei den Versuchen Cuénot's dauerte der Entfärbungsprozess bedeutend längere Zeit (ung. 3 Monate), wobei jedoch zu merken ist, dass Cuénot sich des Vesuvins bediente.

Das Angeführte dürfte hinreichend sein um zu zeigen, dass Vitalfärbungen, wenn sie in geeigneter Weise angewendet werden, mit grossem Vorteil als ein Mittel dienen können, die normalen Exkretionsverhältnisse zu studieren. Es könnte hinzugefügt werden, dass auch bei den Nematoden ein Farbentransport durch die normalen Emunktorien — also in erster Linie durch die Seitenkanäle — vorkommt. Golowin (zit. n. Goldschmidt 1906) injicierte in die Leibeshöhle von *Ascaris megalocephala* ein leicht in Neutralrot übergehendes Diaminophenazinderivat; als eine Folge davon fand er, dass eine intensiv violett gefärbte Flüssigkeit aus der gemeinsamen Mündung der beiden Seitenkanäle herausgepresst wurde. Auch ich beobachtete nach Vitalfärbung einer 4—5 cm. langen *Ascaris*art aus dem Darme des Hechts *(Esox lucius)* mit Neutralrot an der Seite jedes der beiden Exkretionsgefässe einen stark rot gefärbten Streifen. Die Färbung wurde durch kleine rote Tropfen erzeugt, welche hier und da dichter angesammelt waren, wodurch der Streifen ziemlich regelmässig (beinahe metamer) verdickt erschien. In guter Übereinstimmung hiermit steht es, dass Metalnikoff (vgl. Burian 1913, S. 412) nach Injektion von Ammoniakkarmin in die Leibeshöhle von *Ascaris megalocephala* stark rot gefärbte Vakuolen und Tropfen an der Seite jedes der beiden Exkretionskanäle beobachtete.

III. Spezieller Teil.

A. Die Exkretion bei den Tricladen.

1. Die vitale Färbung und ihre Beziehungen zu den dissimilatorischen Prozessen.

Zu den Untersuchungen wurden sowohl junge als auch ältere Individuen von *Dendrocoelum lacteum* verwendet. Besonders die jungen erwiesen sich als geeignete Versuchsobjekte, da bei ihnen die Exkretionsprozesse mit grösserer Geschwindigkeit vor sich gehen als bei erwachsenen Individuen. Ferner sind sie leichter in toto zu untersuchen und vertragen den starken Deckglasdruck besser, den man oft anwenden muss.

In einer schwachen Neutralrotlösung nehmen die Tiere sehr rasch einen diffus lichtroten Farbenton an. Irgendwelche speziell gefärbte Partikel kann man dabei auch mit Hilfe von starken Vergrösserungen nicht unterscheiden. Gewöhnlich färbt sich das Vorderende zuerst und stärker als die übrigen Körperpartien, wie dies auch Löhner (1911) bei den Acölen gefunden hat. Ferner pflegen die peripheren Teile während dieser Zeit einen etwas stärker hervortretenden roten Farbenton zu zeigen als die zentralen. Es dringt daher der Farbstoff wahrscheinlich hauptsächlich durch das Epithel und nur in geringerem Ausmasse durch die Darmwand ein. Schon nach etwa einer Stunde — oder bei Anwendung einer stärkeren Farbenkonzentration früher — findet man, dass gewisse Elemente erst schwach, dann immer mehr distinkt hervorzutreten beginnen und sich durch ihren stärkeren Farbenton von der Umgebung unterscheiden. Dabei beobachtet man die gleiche Reihenfolge wie bei der diffusen Färbung, d. h. die distinkt gefärbten Elemente treten zuerst in den peripheren Teilen — im Epithel und in dem unmittelbar unter diesem gelegenen Parenchym auf. Die Färbung schreitet darauf rasch fort. Im Darm zeigen sich intensiv gefärbte Elemente. Nach 6—12 Stunden treten in der Regel alle Elemente hervor, welche überhaupt Farbe annehmen. Wird die Färbungsprozedur länger fortgesetzt, so wird allerdings noch mehr Farbstoff aufgenommen und die Tiere werden dadurch noch kräftiger rot, aber man findet, dass dies nur auf einer vermehrten diffusen Färbung sowie auf einer Ablagerung und Ausfällung von Farbstoff in den schon früher tingierten Elementen beruht. Bei Anwendung von sehr starken Farblösungen kann man es allerdings erreichen, dass sich so gut wie alle

Organe färben, aber dabei wirken offenbar pathologische Prozesse mit, welche durch die Überschwemmung mit Farbstoff hervorgerufen werden und den Tod der Tiere zur Folge haben können.

Normalerweise findet man folgendes vitale Färbungsbild (T. II, Fig. 6). Im *Epithel* treten kleine Neutralrotkörner von höchstens 2 bis 3 μ Durchmesser auf, die verstreut zwischen den ungefärbten Rhabditen liegen. Sie sind in dem Epithel der Dorsalseite, vor allem an dem vorderen Rande reichlich vorhanden, welcher dadurch als die am intensivsten gefärbte Körperpartie hervortritt. Dagegen kommen sie an der Unterseite, die immer lichter ist als die Oberseite, bedeutend spärlicher vor. Es erscheint daher nicht sehr wahrscheinlich, dass die Neutralrotkörner gefärbte Drüsengranula repräsentieren. Im übrigen färbt sich weder das Sekret in den grossen, an der Bauchseite ausmündenden Körperdrüsen noch in den dem Pharynx angehörigen Drüsenzellen oder in ihren Ausführungsgängen. Noch weniger kann angenommen werden, dass die Neutralrotkörner irgendwelchen Nervenendigungen entsprechen, wie Böhmig (1890, S. 270) ähnliche von ihm gefundene Methylenblaugranula im Epithel zweier allöocölen Formen erklärt. Gegen diese Deutung Böhmig's kann angeführt werden: 1) dass das Methylenblau das Nervensystem der Turbellarien nicht färbt; 2) dass die Granulafärbung mit Farbstoffen, die nicht die Eigenschaft haben Nervengewebe zu färben (Neutralrot, Brillantkresylblau u. s. w.) noch intensiver hervortritt; 3) dass diese Körner bei gewissen Formen in grossen Mengen vorhanden sind, während sie bei anderen ganz und gar zu fehlen scheinen. — Wir müssen uns daher damit begnügen sie als Epithelgranula von unsicherer Bedeutung zu betrachten.

Im *Darm* wird besonders der Inhalt der Nahrungsvakuolen stark gefärbt (vgl. Teil I).

In den *Geschlechtsorganen* färben sich Samenblasen, Ovarien und Uterusschaft, bei stärkerer Konzentration auch die Dotterstöcke. — An den Seiten der Pharyngealtasche zeigen sich bei geschlechtsreifen Individuen mehr oder weniger stark rote bis rotviolette Stränge, welche den von Spermien erfüllten unteren Teilen der Vasa deferentia (den sogen. falschen Samenblasen) entsprechen. — In den Ovarien treten häufig — gewöhnlich jedoch erst nachdem die Tiere nach der Färbung einige Zeit (eine oder die andere Woche) in reinem Wasser gehalten wurden — rote Massen von unbekannter Bedeutung hervor; man sieht daher die Ovarien als zwei rote Flecke im Vorderende hervorleuchten. — Hinter der Pharyngealtasche findet man einen medial zum Geschlechtsatrium verlaufenden, oft stark rotviolett gefärbten Strang, der kaum einem anderen Gebilde als dem »Uterus» (Uterusschaft) entsprechen kann.

Im *Parenchym* kommt eine Menge grösserer und kleinerer, runder oder etwas langgestreckter, mit Flüssigkeit gefüllter Blasen oder Tropfen vor (Textf. 8 *b*, *d*; T. II, Fig. 7, 8). Einige dieser Tropfen können einen Durchmesser von 20—30 μ erreichen; andererseits erscheinen die kleinsten auch bei starken Vergrösserungen nur als

kleine rote Punkte, die im Parenchym staubfein verteilt sind (auf den Zeichnungen nicht eingetragen).

Es sind diese Blasen, welche vor allem das Farbenbild dominieren. Ebenso wechselnd wie ihre Grösse ist ihre Farbenstärke und ihr Inhalt. In den schwächer gefärbten Tropfen findet man oft feste Farbenausfällungen von wechselndem Aussehen, von kleinen, kantigen Körnern bis zu nadelförmigen Kristallaggregaten. Oft ist die Blase entsprechend der Längsachse eines eingeschlossenen Kristallbündels in

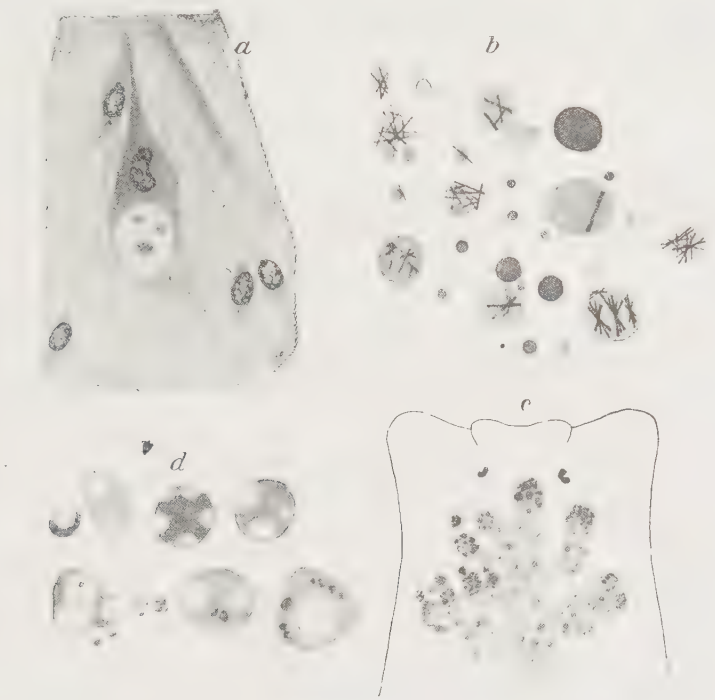


Fig. 8.

a—c Dendrocoelum lacteum. *a* Drüsenzelle aus dem Parenchym (obs! die Vakuole) $^{560}/_{1}$. — *b.* Farbblasen und -Kristalle aus dem Parenchym nach vitaler Färbung (Neutralrot). — *c.* Farbige Massen im Darm nach vitaler Methylenblaufärbung (nur einige grössere Farbenblasen des Parenchyms sind eingezeichnet). — *d. Uteriporus vulgaris.* Farbige Elemente (Drüsenzellen?) aus dem Parenchym nach vitaler Neutralrotfärbung.

die Länge gezogen. Bisweilen erstreckt sich das Kristallbündel ein Stück weit über die Peripherie der Blase hinaus oder auch liegt es neben der Blase. Auch die intensiver gefärbten roten Tropfen enthalten oft ein oder mehrere noch stärker gefärbte kleine Körner, offenbar Zeichen einer beginnenden Farbenausfällung. Sehr oft, besonders bei wohl genährten Individuen, trifft man gefärbte Blasen an, die einen oder mehrere Fettropfen von wechselnder Grösse enthalten. Diese Fettropfen selbst können vollkommen ungefärbt sein; sie treten dann — auch infolge ihres Lichtbrechungsvermögens — sehr deutlich hervor. Oder sie können auch mehr oder weniger stark gefärbt sein, oft mit einem rotvioletten Farbenton, und unter-

scheiden sich dann weniger deutlich von der ebenfalls gefärbten Flüssigkeit. Dies spricht, wie ich glaube, stark für die Annahme, dass die Entstehung der gefärbten Blasen mit assimilatorischen oder dissimilatorischen Prozessen im Parenchym im Zusammenhang steht. Es ist natürlich unmöglich, in jedem besonderen Falle zu entscheiden, ob eine gefärbte Blase dem Beginne einer Fettdeposition (also einem Assimilationsprozess) oder umgekehrt einem Spaltungsstadium eines Fettropfens (also einem Dissimilationsprozess) entspricht. Besonders die kleinsten, staubfeinen, gefärbten Tropfen könnte man in der erstgenannten Weise deuten. Was dagegen die grösseren, oft besonders intensiv gefärbten Tropfen betrifft, so haben sie dagegen sicherlich ihre Entstehung hauptsächlich *dissimilatorischen* Prozessen zu danken. Darauf deutet auch der Umstand hin, dass eine grosse Zahl derartiger grosser Blasen nach Vitalfärbung hervortritt, wenn man die Tiere vorher vollkommen hungern lässt, wo also kaum von irgendwelchen im Parenchym vor sich gehenden assimilatorischen Prozessen die Rede sein kann.

Tatsächlich ist es seit alters her bekannt, dass die bei Dissimilationsprozessen entstehenden Spaltungsprodukte oft eine ausgesprochene vitale Färbbarkeit besitzen. Besonders gilt das für die Spaltungsprodukte nach Fettdekomposition. So enstehen bei Zerteilung von Dotterzellen in embryonalen Geweben sowie bei Atrophie von Fettzellen Klumpen oder Körner, die sich mit Neutralrot stark färben (v. Möllendorff 1920). In dieser Weise hat man auch die auffälligen Veränderungen hinsichtlich der Färbbarkeit des Fettkörpers bei den Daphniden zu deuten, welche Fischel (1908) beschrieben hat. Bei grossem Fettgehalt enthalten die Fettzellen nur wenige vital färbbare Granula. Wenn der Fettkörper aber schlecht entwickelt ist, so enthalten die Fettzellen mächtige Ablagerungen des Farbstoffes.

Die Auffassung von den dissimilatorischen Prozessen bei *Dendrocoelum*, die man also im Hinblick auf die vitalen Färbungsbilder das Recht hat sich zu bilden, scheint mir folgende zu sein. Beim Stoffwechsel werden Assimilationsprodukte, in erster Linie die Fettropfen, gespalten, welche unter normalen Nahrungsverhältnissen in grösserer oder geringerer Zahl angehäuft worden waren. Das erste Stadium in diesem Spaltungsprozess muss in einer Spaltung des Fettes bestehen, welche sicherlich in der gleichen Weise vor sich geht wie in den Nahrungsvakuolen des Darms. Jeder Fettropfen wird also zuerst von einer schmalen Schicht an der Oberfläche gebildeter Zerfallsprodukte umgeben, welche ein starkes Lösungsvermögen für Vitalfarbstoffe besitzen. Bei fortschreitender Spaltung nimmt die gefärbte Schicht zu und infolge des immer stärker werdenden Fettsäuregehalts des Fettropfens muss auch dieser Farbe annehmen. Schliesslich fliesst der Tropfen vollkommen in die ihn umgebende Flüssigkeit hinaus. Die homogen gefärbten, dunkelroten Blasen bezeichnen offenbar das Stadium, wo die Fettropfen völlig ausgeflossen sind und gleichzeitig die Blasen ihre maximale Färbbarkeit erlangt haben. Infolge der während des Spaltungsprozesses herabgesetzten Oberflächenspannung nehmen die Farbtropfen oft mehr oder weniger langgestreckte Formen an. Diese können wohl durch Zug und Druck von den umgebenden Geweben in kleinere Tropfen zerteilt werden.

Aber auch der entgegengesetzte Verlauf, also eine Verschmelzung einer Anzahl kleiner Blasen zu einer grösseren findet wahrscheinlich statt.

Eine fortgesetzte Farbenspeicherung muss schliesslich bei Überschreitung der maximalen Lösungskonzentration zu einer Ausfällung des Farbstoffes führen. Wahrscheinlich bestehen die gefärbten Kristallaggregate nicht nur aus reiner Farbsubstanz, sondern auch aus Fettsäuren (einer chemischen Vereinigung zwischen dem basischen Farbstoff und Fettsäuren?), welche bei der Ausfällung mitgerissen werden können. Dadurch würde man erklären können, dass in dem gleichen Masse, als die Farbenausfällung fortschreitet, auch die Färbbarkeit der Blasen abnimmt; der Gehalt an Fettsäuren, welcher die Fähigkeit der Blasen Vitalfarbstoffe zu speichern bedingt, ist jetzt im Abnehmen. Auch durch den fortgesetzten Abbau der Fettsäuren, bezw. durch Exosmose von löslichen Fettsäurevereinigungen kann natürlich der Fettsäuregehalt in den Blasen verringert werden.

Ausser den eben beschriebenen, grösseren oder kleineren, gewöhnlich isolierten Farbblasen findet man auch mehr oder weniger netzförmige oder langgestreckte Ansammlungen von Neutralrotgranula. Solche Körnchenansammlungen liegen speziell in den peripheren Teilen des Parenchyms, also subepithelial, kommen aber auch weiter zentral vor. Sie sind oft deutlich in der Längsrichtung des Tieres ausgezogen und können ästige Figuren bilden. Die Farbentropfen in ihnen sind in der Regel klein, gewöhnlich 1 oder ein paar μ im Durchmesser; es können aber auch grössere Blasen vorkommen. Diese Tropfen werden wahrscheinlich in der gleichen Weise gebildet wie die grösseren Parenchymblasen, d. h. während der Dissimilation von Nahrungsstoffen, denn man findet oft unter den gefärbten Tropfen auch kleine Fettropfen. Bei den pigmentierten Formen kommen oft Neutralrotgranula und Fettropfen in die Pigmentansammlungen eingelagert vor. *Planaria torva*, die ich in dieser Hinsicht näher untersucht habe, zeigt nur schwache Spuren der subepithelialen Ansammlungen von Neutralrotgranula. Diese Granulaansammlungen stehen in deutlicher Verbindung mit den Pigmenthaufen, welche, wie bekannt, ebenfalls vorzugsweise an der Dorsalseite gelegen sind, wo sie in der Längsrichtung des Tieres parallele Züge bilden. Es liegt daher die Annahme nahe, dass die vital färbbaren Granulaansammlungen bei *Dendrocoelum* dem Pigmentnetz bei anderen Formen entsprechen. Ob wir es hier wirklich mit homologen Bildungen zu tun haben ist schwer zu entscheiden. Auf alle Fälle enthalten die Granulaansammlungen bei *Dendrocoelum* nur Tropfen, keine den Pigmentkörnern entsprechenden festen Körner. — Die in dem inneren Parenchymgewebe weniger dicht liegenden Granulaansammlungen enthalten gewöhnlich grössere Tropfen und sind oft unregelmässig verzweigt oder in der einen oder der anderen Richtung ausgezogen (vgl. T. II, Fig. 7). Auch diese Granulaansammlungen enthalten oft ungefärbte Fettropfen.

Man findet nicht selten im Parenchym verstreut Ansammlungen von kleinen (1 bis ein paar μ grossen) farblosen oder etwas gelblichen festen Körnern, welche jedoch keine Vitalfarbstoffe aufnehmen (vgl. T. II, Fig. 7 Exkr.). Auch Arnold (1911) hat am Schnittpräparat solche Konkremente beobachtet. Es handelt sich ohne

Zweifel um Abfallsprodukte, über deren chemische Natur man jedoch nichts mit Sicherheit weiss. Dagegen ist es möglich sich über die Art ihrer Entstehung eine Vorstellung zu bilden. Wir finden nämlich auch in den gefärbten Blasen kleine, mehr oder weniger eckige Körner, welche den erstgenannten sehr ähnlich sehen. Sie sind nicht besonders stark gefärbt und können daher kaum Farbenausfällungen sein; man findet sie übrigens auch in schwächer gefärbten Blasen. Wo sich Farbenausfällungen gebildet haben, schlagen sie sich mit Vorliebe auf diesen Körnern nieder. Beim schliesslichen Verschwinden der Blasen werden sie frei und bilden wahrscheinlich die früher genannten lockeren Körnchenansammlungen im Parenchym. Da die gefärbten Blasen bei der Spaltung von Reserveprodukten — vor allem von Fettropfen — im Parenchym entstehen (vgl. das vorher Gesagte), so bestehen die Konkremente sicherlich der Hauptsache nach aus Dekompositionsprodukten des Fettes.

Schliesslich müssen wir mit einigen Worten die Frage berühren, ob die gefärbten Elemente Zellen angehören oder ob sie interzellulär liegen. Infolge der eigenartigen Struktur des Parenchymgewebes ist es meistens unmöglich diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden. Wie bekannt ist man der Auffassung, dass das Parenchymgewebe sich aus mehr oder weniger sternförmigen Bindegewebszellen aufbaut, deren verzweigte Ausläufer von Interzellularsubstanz umgeben und fortgesetzt werden. In dieser Interzellularsubstanz liegen Muskelfasern, Drüsenzellen u. s. w. eingeschlossen. Die Zellen anastomosieren mit einander wahrscheinlich sowohl direkt durch ihre Ausläufer als auch indirekt durch die Interzellularsubstanz. Die Maschenräume, welche zwischen den lamellenförmigen Bindegewebsbalken entstehen, würden demnach zum grössten Teile interzelluläre Lücken darstellen (vgl. z. B. Böhmig 1890, S. 205). Sie enthalten indessen oft eine andere Art von Bindegewebszellen, die runden, sogen. Stammzellen, die den Bindegewebsbalken gerne dicht angelagert sind. Im übrigen werden die Maschenräume von einer perivisceralen Flüssigkeit ausgefüllt, welcher v. Graff eine nutritorische Bedeutung zuschreibt. Am Schnitt findet man in den Maschenräumen oft »eine fast farblose oder ganz blass gelb gefärbte, bisweilen körnige Masse» (Jander 1897, S. 177).

Schnittpräparate durch Tiere, welche nach vorhergehender vitaler Methylenblaufärbung mit Sublimat-Ammoniummolybdat fixiert wurden, geben leider keine klare Vorstellung von der Lage der Farbblasen. Man sieht jedoch nicht selten Farbenausfällungen in sekretarmen Drüsenzellen, wo sie in den Lücken vorkommen, welche im Protoplasma durch Abscheidung der Sekrettropfen entstanden sind (Textf. 8, *a*). Auch bei lebenden Tieren habe ich bisweilen in unzweifelhaften Drüsenzellen gefärbte Vakuolen beobachtet. Diese Vakuolen können eine kolossale Grösse erreichen und enthalten oft einen stärker gefärbten Innenkörper.

Auch die subepithelialen Granulaansammlungen machen den Eindruck, dass sie besonderen Zellen angehören, welche vielleicht derselben Natur sind wie pigmentführenden Zellen bei anderen Formen. Nach Böhmig (1906) wird das Pigment in den gewöhnlichen sternförmigen Bindegewebszellen gebildet und kommt immer in-

trazellulär vor; dagegen glaubte Wilhelmi (1909) feststellen zu können, dass die Pigmentkörnchen nicht intrazellulär, sondern extrazellulär in den Maschen des Parenchyms gelegen sind. Wenn also schon die intra- oder extrazelluläre Lage der Pigmentkörnchen eine offene Frage ist, so muss dies in noch höherem Masse für die Ansammlungen von Neutralrotkörnchen gelten.

Was schliesslich die gewöhnlichen Parenchymblasen betrifft, so scheint ihre oft bedeutende Grösse dafür zu sprechen, dass sie wenigstens zum grösseren Teile interzelluläre Gebilde sein dürften. Es fällt schwer sich vorzustellen, dass sie in den relativ protoplasmaarmen verzweigten Bindegewebszellen eingeschlossen liegen könnten. Dagegen zeigen vergleichende Messungen der gefärbten Blasen bei lebenden Tieren und der Maschenräume am Schnittpräparat, dass die ersteren sehr wohl den letzteren entsprechen könnten. Die Blasen erreichen einen maximalen Durchmesser von 20—30 μ; desgleichen die Maschenräume (die Interzellularen) in gut fixierten Schnittpräparaten. Sowohl die ersteren wie auch die letzteren kommen nur in den inneren Teilen des Parenchyms vor.

Zu einer sichereren Auffassung über die Lage der Blasen würde man ohne Zweifel kommen, wenn man exakt feststellen könnte, wie die Fettropfen im Parenchym liegen, da ja die Blasen in erster Linie aus diesen gebildet werden (vgl. das früher Gesagte). Eine Anzahl kleiner Fettropfen könne wohl, wie Arnold (l. c.) angibt, in den Bindegewebszellen, resp. den Bindegewebsbalken eingeschlossen liegen; was dagegen die grösseren anbelangt, so ist es schwerer etwas Bestimmtes von ihnen auszusagen. Da das Fett wahrscheinlich nur auf osmotischem Wege ins Parenchym aufgenommen wird (vgl. Teil I), so kann man sich wohl denken, dass die grossen Tropfen durch Zusammenfliessen von kleineren Fettropfen gebildet werden. Diese könnten von den fettführenden Bindegewebszellen der Umgebung in die Maschenräume ausgestossen werden. Wahrscheinlicher ist es wohl, dass der Verschmelzungsprozess zwischen den Fettropfen intracellulär stattfindet. Bei Vergrösserung der Fettropfen — durch Verschmelzung mit anderen Fettropfen oder durch Aufnahme löslicher Fettkomponenten auf osmotischem Wege — werden die sie umgebenden Maschenräume deutlich erweitert und vergrössert.

Es lässt sich also vermuten, dass die färbbaren Parenchymelemente einesteils *intrazellulär* — in mehr oder weniger sekretfreien Drüsenzellen und Bindegewebszellen, andererseits — und zwar überwiegend — *interzellulär* gelegen sind. Letzteres gilt besonders für die grösseren gefärbten Blasen.

Es ist interessant, mit diesen Befunden die vitalen Färbungsverhältnisse bei Acölen nach Löhner's (l. c.) Untersuchungen zu vergleichen. Wie bekannt ist das Parenchym der Acölen eine Synthese von Stützgewebe und Assimilationsgewebe — ein »Verdauungsparenchym» —, welches jedoch bei höher entwickelten Formen eine unvollständige Aufteilung in ein lockereres Zentralparenchym mit überwiegend assimilatorischer Funktion und ein Randparenchym zeigt, welch letzteres mehr den Charakter eines Stützgewebes hat. In struktureller Hinsicht dagegen erweist sich das Parenchym der Acölen und der Tricladen als gleichartig. Wir finden, dass auch

bei den Acölen das Parenchym aus stern- oder spindelförmigen Zellen gebildet wird, welche mit einander zusammenhängen und ein Netzwerk bilden. In den runden Maschenräumen sind auch hier freie Bindegewebszellen (Stammzellen), bei gewissen Formen ausserdem Zoochlorellen eingeschlossen. Bei Färbung mit Neutralrot findet man ebenso wie bei den Tricladen nach einer anfänglichen diffusen Färbung rote Flüssigkeitstropfen gleichförmig überall im Parenchym verstreut; »nur in den Randpartien lässt sich häufig ... eine gewisse netzartige Anordnung derselben erkennen (Löhner l. c., S. 464). Was die Frage der intra- oder extrazellulären Lage der Farbtropfen anbetrifft, so äussert sich Löhner mit grosser Vorsicht. Besondere farbensammelnde »Atrocyten» (Burian) konnte er weder im Quetsch- noch im Schnittpräparat finden. »Es gelingt zwar nicht schwer zarte Plasmakugeln mit eingeschlossenen Sekrettröpfchen (Farbenblasen? Ref.) zu isolieren, aber da dürfte es sich auch eher um abgeschnürte Syncytialteilchen, denn um zellige Elemente handeln». Da die Farbenblasen wahrscheinlich den Maschenräumen am Schnittpräparat entsprechen, so hält es Löhner für das Wahrscheinlichste, dass sie interzelluläre Bildungen sind; er hebt aber auch hervor, dass nach den Ansichten gewisser Forscher die Maschenräume intrazellulären Vakuolen entsprechen sollen.

Auch bei den Acölen finden wir also im Grossen und Ganzen das gleiche Färbungsbild wie bei den Tricladen, aber auch die gleiche Unsicherheit hinsichtlich der intra- oder extrazellulären Lage der gefärbten Elemente. Die Farbenblasen bestehen nach Löhner aus einer wasserhaltigen Flüssigkeit, welche neben Kohlensäure auch gelöste Exkretstoffe und bisweilen auch kleinere Partikel enthält. Der Gehalt an sauren Exkretstoffen bedingt nach Löhner die typische rotviolette Farbenreaktion mit Neutralrot sowie ihre geringe Neigung, sich in isoliertem Zustande mit Wasser zu mischen. Auch Löhner fasst demnach die Farbenblasen als dissimilatorische Produkte auf, aber es will mir scheinen, als ob er die Bedingungen ihrer Färbbarkeit nicht vollständig beachtet habe. Der Gehalt an sauren Exkretstoffen, welche nach Löhner von den Zellen der Umgebung abgegeben werden sollen, erklärt nicht ihr ausgeprägtes Vermögen Farbstoffe *zu sammeln*. Entscheidend hiefür ist der Gehalt an *sauren* (*lipoiden*) Kolloiden. Wenn also eine Blase Exkretstoffe, aber keine solchen Kolloide enthält, so nimmt sie nur eine schwach diffuse oder gar keine Farbe an.

Wo eine färbbare Blase entstanden ist, da kann man sich denken, dass dieselbe von den Zellen der Umgebung oder von weiter entfernten Teilen des Parenchyms Exkretstoffe an sich zieht, in der gleichen Weise, wie sie bei der Vitalfärbung die in das Parenchym hineingelangte Farbsubstanz sammelt. Es ist bekannt, dass schwer lösliche Stoffe oft eine abnorm gesteigerte Löslichkeit in hydrophilen Kolloiden aufweisen. Dies beruht wahrscheinlich darauf, dass die letzteren als Schutzkolloide dienen, welche verhindern, dass die schwer löslichen Stoffe agglutiniert und ausgefällt werden. So hat man gefunden, dass Harnsäure, von der bei 37° in Wasser nur bis zu ca. $0{,}002\,\%$ löslich sind ($0{,}00038$ Mol pr. *l*), in Serum bis zu $0{,}05\,\%$ (bei 37°) gelöst werden können, ja, unter gewissen Umständen bis zu $2\,\%$. Ähnliche enorme

Steigerungen der Löslichkeit wurden für schwer lösliche Kalksalze konstatiert, z. B. für $CaSO_4$, $Ca_3(PO_4)_2$ und für $CaCO_3$ (vgl. Höber 1914, S. 122—25 und S. 345).

Jeder Punkt des Parenchyms, wo dissimilatorische Prozesse vor sich gehen, welche zur Bildung von sauren, lipoidartigen Kolloiden führen, würde demnach gleichzeitig als eine lokale Sammelstelle für Vitalfarbstoffe und Exkretionsprodukte dienen. Eine Stütze für diese Auffassung würde man auch darin finden können, dass Organe, welche sich stark mit Vitalfarbstoffen färben, oft als Exkretionsorgane fungieren, auch wenn ihre hauptsächlichste Funktion auf einem anderen Gebiete liegt (z. B. die Leber bei Mollusken und Dekapoden, der Darm bei einer grossen Zahl von Tierformen u. s. w.).

Wir kommen daher hinsichtlich der färbbaren Blasen zu folgenden allgemeinen Schlüssen:

Sie werden wahrscheinlich zum grössten Teil bei lokalen dissimilatorischen Prozessen im Parenchym gebildet. Bei diesen Spaltungsprozessen entstehen Produkte, welche die Färbbarkeit der Blasen bedingen. Später verschwinden auch diese Stoffe und die Färbbarkeit der Blasen nimmt wieder ab. Nach dem Abschlusse der Dissimilation bildet der Inhalt der Blasen eine wässerige Flüssigkeit, welche feste oder gelöste Exkretprodukte enthält; die letzteren können event. auch während der Dissimilation von aussen her aufgenommen worden sein.

2. Farbenexkretion.

Wenn man mit Vitalfarbstoffen gefärbte *Dendrocoelum*-Individuen in reinem Wasser bei guten Ernährungsbedingungen hält, so wird man schon makroskopisch beobachten können, dass die Farbenstärke bei den Tieren deutlich abnimmt. Bei jungen Tieren tritt dies schon nach einigen Tagen, bei geschlechtsreifen Exemplaren nach bedeutend längerer Zeit (eine bis ein paar Wochen) hervor. Folgt man dem Entfärbungsprozess genauer, so wird man finden, dass dieser erst in den peripheren Gewebsteilen beginnt und gegen das Zentrum hin fortschreitet. Gleichzeitig tritt umgekehrt im Darme eine immer stärkere Färbung hervor. Dies kann allerdings teilweise als ein Kontrastphänomen erklärt werden, aber nicht vollständig; denn die mikroskopische Prüfung zeigt gleichzeitig eine oft stark zunehmende Farbenausfällung im Darmepithel. Wenn die peripheren Gewebe gänzlich oder zum grösseren Teile entfärbt sind, so verschwindet indessen der Farbstoff auch aus dem Darme und nach einigen Wochen (jüngere Tiere) bis zu 1—2 Monaten (ältere Individuen) findet man Tiere, welche auch bei genauer mikroskopischer Untersuchung keine in den Geweben zurückgebliebenen Farbenpartikel aufweisen. Während des Entfärbungsprozesses kann man in den Fäces des Tieres, besonders während der ersten Periode, Massen von gefärbten Körnern, Klumpen oder Kristallbüscheln finden, die den Fäces eine makroskopisch deutlich rote Farbe geben. *Es ist demnach klar, dass die Farbenexkretion wenigstens zum grossen Teile durch den Darm erfolgen muss.* Dieser ganze Prozess erinnert sehr stark an die zentripetal fortschreitende Entfärbung und

Ausstossung von Farbstoffen per os, welche Löhner bei Acölen beobachtete, abgesehen davon, dass der Entfärbungsprozess bei diesen kleinen Formen nach einigen Tagen abgeschlossen zu sein scheint.

Bei den den präliminären Versuchen folgenden Kontrolluntersuchungen, die ich an einem sehr reichlichen Material sowohl von älteren als auch insbesonders von jüngeren Individuen ausgeführt habe, ging ich von folgenden Überlegungen aus. Wenn die Defäkation auch für die Exkretion von Bedeutung ist, so muss ein Verhindern derselben auch den Entfärbungsprozess verhindern oder verlangsamen. — Die Defäkation kann man entweder dadurch vollständig verhindern, dass man den Pharynx exstirpiert oder — einfacher — dadurch, dass man prä- oder postpharyngeal einen Querschnitt durch das Tier legt; im ersteren Falle wird die Defäkation des präpharyngealen Stückes unmöglich gemacht, im letzteren Falle die des postpharyngealen Stückes, wenigstens bevor der Pharynx sich regenerieren konnte. Eine wesentliche Herabsetzung der Defäkationsfrequenz zeigen die Tiere im Hungerzustande. Nach einer Fütterung pflegen die Tiere nicht öfter als ein paar Mal zu defäcieren, auch wenn man sie längere Zeit hungern lässt. Die Tiere hungern zu lassen ist also ein einfaches Mittel, um die Defäkation zu eliminieren. — Es ist jedoch denkbar, dass bei Verhinderung der Defäkation andere Mittel für die Abgabe der Exkretionsprodukte zur Anwendung kommen, um zu verhindern, dass der Körper mit schädlichen Stoffen überschwemmt werde. Diese andere Exkretionsart würde event. auch unter normalen Verhältnissen eine gewisse, wenn auch nicht so stark hervortretende Rolle spielen können. Bei Verhinderung der Defäkation muss es sich also zeigen, ob die Farbenexkretion überhaupt auf anderen Wegen als durch den Darm vor sich gehen kann.

Bei einem Versuche wurden gegen 60 junge und 20 geschlechtsreife *Dendrocoelum*-Individuen in schwacher Neutralrotlösung vital gefärbt. Nach 12 Stunden wurden die Tiere zu wiederholten Malen in reinem Wasser gewaschen und dann auf sieben Glasschalen (I—VII) verteilt, welche reines Wasser (ca. 150 ccm) enthielten.

Schale Nr. I. Junge Tiere, welche regelmässig 1—2 Mal pr. Woche gefüttert wurden.
„ „ II. „ „ „ durch einen *postpharyngealen* Querschnitt in zwei Hälften geteilt worden waren [1].
„ „ III. „ „ „ durch einen *präpharyngealen* Querschnitt in zwei Hälften geteilt worden waren [1].
„ „ IV. Geschlechtsreife Exempl., welche wie in Nr. I behandelt worden waren.
„ „ V. „ „ „ „ „ „ II „ „ „ [1].
„ „ VI. „ „ „ „ „ „ III „ „ „ [1].
„ „ VII. Junge und ältere Exempl., bei vollständigem Hunger.

In den Schalen I und IV wurden in der Folgezeit oft defäcierende Exempl. beobachtet. Die Schalen wurden ein paarmal wöchentlich sorgfältig mit einem Pinsel gereinigt, wobei das Wasser gewechselt wurde. Die Tiere wurden mikroskopisch untersucht, anfangs täglich, später ein bis zweimal wöchentlich; in jeder Schale wurden jedesmal wenigstens 5 Exempl. untersucht, wobei die Menge und Verteilung der Farbe für

[1] Beide Teilungshälften in der gleichen Schale.

jedes Exemplar möglichst genau notiert wurde. Die Resultate wurden in der folgenden Tabelle vereinigt.

TAB. V.

Nach	I	II	III	IV	V	VI	VII
5 Tagen.	Von 12 Ex. nur 5 St. m. Spuren v. Färbung (sp. d. Darm).	Vordere und hintere Teilungshälften stark gefärbt.	Wie in II.	Von 5 Ex. 2 St. deutlich entfärbt.	Vordere und hintere Teilungshälften gleich stark gefärbt.	Wie in V.	Wie früher.
10 Tagen.	Von 11 Ex. nur 2 St. m. gefärbten Massen (im Darme).	Wie früher.	Wie früher.	Von 5 Ex. nur 1 Ex. deutlich gefärbt (1 Ex. ganz entfärbt).	Wie früher.	Wie früher.	Wie früher.
18 Tagen.	Vollst. entfärbt.	Teilw. Entfärbung des Vorderendes einiger Ex. Sonst wie früher.	Wie früher.	Vollst. entfärbt.	Wie früher.	Wie früher.	Wie früher.

Aus den angeführten Experimenten geht also hervor, dass dort, *wo die Defäkation durch operative Zweiteilung der Tiere (II—III, V—VI) oder durch Hunger (VII) verhindert wird, die Farbenexkretion aufhört.* Sobald die Tiere Futter aufnehmen können und die Defäkation beginnen kann, ist die Farbenexkretion indessen wieder in vollem Gange, und es dauert, wie Tab. VI zeigt, nicht lange, bis die Tiere sich von den Farbpartikeln befreit haben.

Die Tiere in II—III und in V—VII wurden während der folgenden Tage reichlich gefüttert. Dabei ergaben sich folgende Resultate (Tab. VI).

Man findet, dass die hinteren Teilungshälften in der Regel bedeutend langsamer entfärbt werden als die entsprechenden vorderen Hälften. Dies hat eine zweifache Ursache. Erstens regeneriert der vom Gehirn abgeschnittene Teil immer schlechter und bei postpharyngealer Schnittführung (II, V) wird erst spät, wenn überhaupt, ein neuer Pharynx gebildet. Zweitens können auch die durch einen präpharyngealen Schnitt gebildeten hinteren Teilungshälften (III, VI) Nahrungsstoffe nicht aufspüren und sich dieselben nicht zu Nutze machen, bevor nicht ein Gehirn und Tentakel neu gebildet wurden.

Ferner hat es sich bei den erwähnten Hungerversuchen gezeigt, dass die Tiere monatelang ihre Färbung unverändert beibehielten, was noch deutlicher aus den folgenden Experimenten hervorgeht.

Gegen 40 junge *Dendrocoelum*tiere wurden 12 Stunden lang in schwacher Methylenblaulösung vital gefärbt und auf zwei Glasschalen mit reinem Wasser verteilt.

I. Fütterungskultur (Fütterung mit Würmern ein paarmal wöchentlich).

II. Hungerkultur.

TAB. VI.

Nach	II	III	V	VI	VII
3 Tagen.	*Die vorderen Hälften* (mit Pharynx) beinahe vollst. entfärbt. *Die hinteren Hälften* (ohne regenerierten Pharynx) wie früher gefärbt.	*Die vorderen Hälften* (mit regen. Pharynx) etwas entfärbt. *Die hinteren Hälften* wie früher (Augen und Tentakel fast völlig regeneriert).	*Die vorderen Hälften* (mit Pharynx) etwas blasser als *die hinteren Hälften.* (Pharynx nicht oder nur unvollständig regeneriert).	Wenig verändert. Darm in beiden Teilungshälften stark rot gefärbt.(Pharynx meistens regeneriert).	Wenig verändert.
6 Tagen.	Starke Entfärbung der *vorderen Hälften* (nur 1 Ex. stärker gefärbt). *Die hinteren Hälften* tot.	Weniger deutlich entfärbt. Die hinteren Hälften deutlich stärker gefärbt als die vorderen.			Stark entfärbt.
18 Tagen.	Die vorderen Hälften gänzlich entfärbt.	Alle Teilungshälften entfärbt.	Nur 1 *vordere* Teilungsh. mit geringen Farbenansammlungen im Darm. Die hinteren H. nur wenig entfärbt.	Alle Teilungsh. ungefärbt oder nur schwach gefärbt.	Die jungen Tiere ungefärbt, die älteren schwach gefärbt.

TAB. VII.

Nach	Versuchsserie I.	Versuchsserie II.
6 Tagen.	Darm bei den meisten Tieren mit einem blaugrünen Inhalt gefüllt. Spez. die Darmspitzen stark gefärbt (Textfig. 8, *c*). Auch im Parenchym gefärbte Blasen und Körnchenaggregate, sowie einzelne Farbenkörner.	Alle Exempl. bedeutend stärker gefärbt als in I. Im Parenchym zahlreiche gefärbte Elemente, der Darm dagegen relat. schwach gefärbt.
12 Tagen.	Der Darm bei allen Exempl., ausser bei einem, ungefärbt. Einige kleine, verstreute, blaue Körner (bes. im Vorderende) bei den meisten Exempl.	Alle Tiere wie früher. Der Darm enthält jedoch bei den meisten Ex. dunkelblaue Farbenausfällungen.
16 Tagen.	Wie früher (Entfärbung nahezu vollständig).	Wie früher.
22 Tagen.	Wie früher.	Wie früher.
26 Tagen.	Vollständig entfärbt (unter 12 Exempl. konnten bloss bei dreien bei starker Vergrösserung einige kleine Farbenkörner im Parenchym entdeckt werden).	Wie früher (der Darm am stärksten gefärbt).

Aus den angeführten Versuchsserien dürfte demnach deutlich hervorgehen, *einerseits dass die Exkretion von in den Körper eingeführten fremden Substanzen (Farbstoffen) durch den Darm erfolgt und andererseits, dass ein anderes Exkretionsorgan dabei keine merkbare Rolle spielt.* Es erscheint nämlich kaum wahrscheinlich, dass der Hungerzustand die Funktion anderer eventuell vorhandener Exkretionsorgane vollständig aufheben könnte. Meine Untersuchungen führen unter allen Umständen zu dem Resultate, dass die angewendeten Farbstoffe weder in gelöster noch in fester Form durch Hautexkretion oder durch das Wassergefässsystem entfernt werden. Eine Farbenexkretion durch die Haut oder durch das Wassergefässsystem würde sich übrigens — wenn sie vorkäme — auch mikroskopisch nachweisen lassen.

Eine Exkretion durch die *Haut* wurde bei verschiedenen Anneliden nachgewiesen, wo man nach Injektion von Farbenpulver oder Tusche in die Leibeshöhle beobachten könnte, wie sich mit Farbstoff beladene Phagocyten einen Weg quer durch die Muskelschicht der Körperwand zum Epithel bahnten; dadurch wird nach Cuénot u. a. auch das normale Vorkommen von Hautpigment bei diesen Formen erklärt. Wenn man *Lumbriculus* Schlamm fressen lässt, der mit Neutralrot gefärbt ist, so kann man sehr leicht beobachten, wie die Farbengranula in die Haut eingelagert werden, besonders in der Nähe der Borstensäcke, welche selbst intensiv gefärbt werden. Die Granulaansammlungen befinden sich in ästigen Zellen oder Zellenderivaten, welche nach Cuénot (1898) Reste von in die Haut eingewanderten Amöbocyten aus der Leibeshöhle darstellen. Werden die Tiere später in reinem Wasser gehalten, so verschwindet die Hautfarbe nach einiger Zeit (ca. 2 Wochen), und statt dessen zeigen sich, wie ich gefunden habe, in der Haut die normalerweise vorkommenden gelbbraunen Klumpen und Körner, besonders bei den Borstensäcken. Auch bei *Stylaria* kann man diese Prozesse sehr deutlich verfolgen. — Derartige Erscheinungen kann man indessen bei den Tricladen nicht bemerken. Nach der Färbung verschwinden wohl allmählich die in den Epithelzellen liegenden kleinen Farbengranula, aber eine Einlagerung von Farbengranula von darunterliegenden Geweben aus kann man nicht beobachten. Wie bekannt enthält auch das Epithel niemals feste Körnchen oder andere Stoffe, die als Produkte einer exkretorischen Wirksamkeit gedeutet werden könnten.

Das Verhalten des *Wassergefässsystems* zur Farbenexkretion habe ich auf das genaueste untersucht und bin im Grossen und Ganzen zu negativen Resultaten gekommen. Unter meinem ganzen Versuchsmaterial, welches mehrere hundert *Dendrocoelum*-Individuen in allen Altersklassen umfasste, habe ich nur zwei- bis dreimal eine zweifellose Wassergefässfärbung konstatieren können. Die Tiere waren vorher vital gefärbt worden, indem sie mit Methylenblau gefärbtes Futter zu fressen bekamen[1]. In einem Falle wurde eine Färbung des Wassergefässsystems ungefähr einen Monat nach der Färbung beobachtet, u. zw. in Form eines feinen blauen Körnchenbelags auf einigen der mittelgroben Wassergefässkanäle. Am folgenden

[1] Sie hungerten in der folgenden Zeit.

Tag waren die Farbkörner vollständig verschwunden. Bei einer anderen Gelegenheit wurde eine besonders schöne Wassergefässfärbung bei einem Exemplar mit regeneriertem Hinterteil beobachtet. Die äusseren Partien der Wände der Wassergefässkanäle waren an vielen Stellen vollständig mit kleinen, dunkelblauen Flüssigkeitsblasen gefüllt. Besonders war dies bei den groben Mündungsrohren und auch bei den mittelgroben Kanälen der Fall (vgl. Textf. 9, *a*). In den feineren Kanälen fand sich jedoch keine Spur eines feineren Körnchen- oder Tropfenbelags. Dieses Exemplar wurde nachher noch sechsmal untersucht; erst 14 Tage später zeigte die Wassergefässfärbung schwache Zeichen des Verschwindens. Leider verunglückte das Exemplar, so dass die vollständige Entfärbung nicht beobachtet werden konnte. Die Färbung wurde die ganze Zeit über an genau der gleichen Stelle des Wassergefässnetzes beobachtet. Das Parenchym und der Darm waren während der ganzen Beobachtungszeit nur unbedeutend gefärbt.

In der gleichen Weise wie bei *Dendrocoelum* geht die Farbenexkretion bei anderen Tricladen vor sich. So fand ich, dass gefütterte Junge von *Procerodes* (= *Gunda*) *ulvæ* sich im Laufe von 3 Wochen vollständig von Neutralrot befreien konnten, während in der gleichen Neutralrotlösung verwahrte Tiere, die ich hungern liess, keine Zeichen einer Entfärbung aufwiesen. Auch hier dient der Darm als Speicherungsorgan für die Farbsubstanzen.

Bei der eben genannten Art kann man jedoch bisweilen äusserst kleine Farbkörnchen in den Wänden der feinen Wassergefässkapillaren konstatieren. Noch besser lässt sich dies bei einer anderen von mir untersuchten marinen Form, *Uteriporus vulgaris* Bgdl. beobachten. Besonders wenn die Tiere ein mit Methylenblau gefärbtes Futter bekamen (Krebsmuskeln u. s. w.), traten auf dem pharyngealen Wassergefässnetz kleine Farbkörnchen oder Farbtröpfchen auf, welche hier und da ziemlich dicht lagen (Textf. 9, *b*). Ich habe jedoch nicht beobachten können, ob diese Körner wirklich durch Sekretion aus dem Kanalepithel entfernt werden. Experimentell lässt sich, wie erwähnt, nur eine Farbenexkretion mit Hilfe des Darms konstatieren.

Sehr interessante, komplettierende Resultate habe ich bei Anwendung von Alizarinlösung erhalten. Sowohl bei *Procerodes* als auch bei *Uteriporus* färben sich nach einigen Stunden Teile des Wassergefässystems, bisweilen fast das ganze Wassergefässnetz intensiv dunkelviolett (jedoch nicht bei allen Exempl.). Da man bei ungefärbten Tieren den Verlauf der äusserst feinen Kanäle nur mit grosser Schwierigkeit unterscheiden und verfolgen kann, so erhält man auf diese Weise mit einem Schlage ein ausserordentlich klares Bild des Wassergefässystems (Textfig. 9, *c*). Nur die Mündungsporen habe ich nicht mit Sicherheit unterscheiden können. Eigentümlich ist es, dass ich mit Alizarin niemals eine Färbung des bei diesen Tieren wohl entwickelten *pharyngealen* Wassergefässnetzes erhalten habe, welches dagegen, wie sich ergab, Methylenblau speichern konnte (vgl. oben). Man könnte diesen Umstand in der Weise deuten, dass die beschriebene Verschiedenheit der Farben-

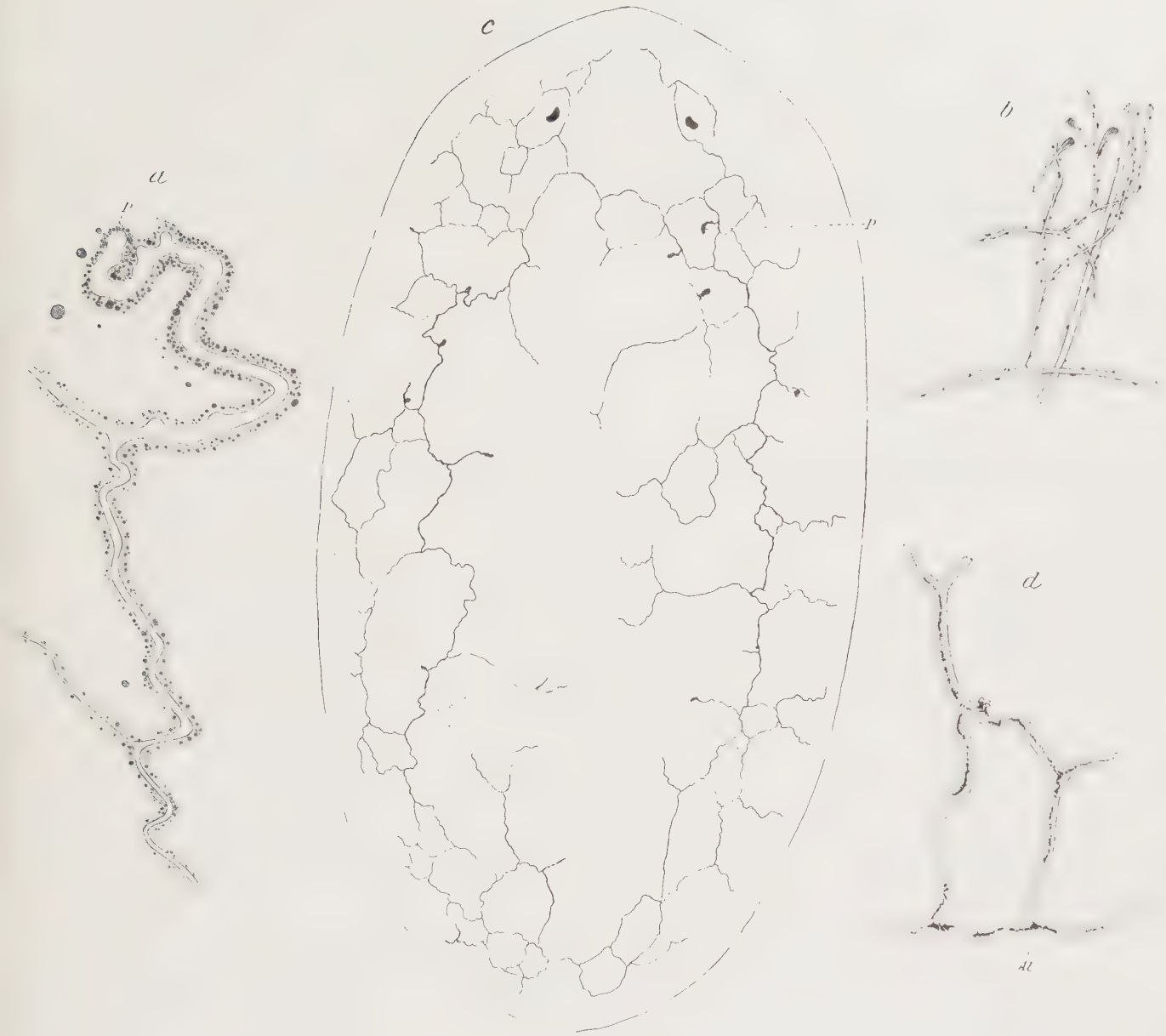


Fig. 9.

a Dendrocoelum lacteum: Wassergefäss nach vitaler Methylenblau-Färbung (*P.* = Endporus). — *b—d Uteriporus vulgaris; b:* Teil des Maschennetzes im Pharynx nach vitaler Methylenblaufärbung. *c:* Ders. Wassergefässnetz nach Alizarinfärbung (*P.* = Endporen?). *d:* Teil des Gefässnetzes stärker vergrössert (*Al.* = Alizarinpfropfen).

speicherung auf irgendeiner *funktionellen* Verschiedenheit zwischen diesen beiden Teilen des Wassergefässsystems beruhe.

Eine genauere Untersuchung der gefärbten Kanalpartien zeigt, dass der Farbstoff körnige oder flockige Niederschläge in den Kanälen bildet; die Körner vereinigen sich mit einander zu grösseren oder kleineren Klumpen oder zusammenhängenden Zügen (Textfig. 9, *d*). Dass diese Niederschlagsprodukte durch Sekretion des Kanalepithels entstehen scheint ziemlich klar zu sein; hier und da kann man auch, wenigstens in den ersten Stunden nach der Färbung, Farbkörner in den Kanalwänden beobachten. Hält man die Tiere in reinem Wasser, so verschwindet die Färbung gewöhnlich innerhalb einiger Stunden oder Tage.

Es ist schwer sich eine Vorstellung darüber zu bilden, was diese Beobachtungen in exkretionsphysiologischer Hinsicht beinhalten. Aus dem Umstande, dass man mit Neutralrot oder Methylenblau gewöhnlich nur eine spärliche Granulafärbung in den Wänden der Wassergefässe erhält, geht hervor, dass ihre Zellen eine spezielle Fähigkeit besitzen das Alizarin aufzunehmen und speichern. Ich will schon jetzt hervorheben, dass ein ähnliches Verhalten noch bei einigen Turbellarien (*Gyratrix* u. *Stenostomum*; vgl. S. 129, 142), Trematoden u. Cestoden angetroffen worden ist und dass die (vgl. allg. Teil) sezernierenden Tiele oft feste Konkrementen enthalten oder ein Sekret abgeben, das in den Kanälen oft feste Niederschläge bildet. Diese Niederschläge scheinen hauptsächlich aus Kalk (Calciumkarbonat) zu bestehen, und die Alizarinfärbung zeigt auch, dass die Kanalwände alkalisch reagierende Stoffe absondern. Bei *Uteriporus* und *Procerodes* finden wir freilich keine festen Konkremente, weder in den Kanalwänden noch im Lumen; analog mit dem Verhalten bei den oben erwähnten Formen können wir aber annehmen, dass die Kanalwände auch hier ein Sekret abgeben, welches diese kalkbildenden Stoffe enthält, wenn auch in so geringfügigen Mengen, dass sie keine Niederschläge bilden. Die Tatsache, dass die Kanäle bei einigen Exemplaren gar keine Alizaringranula enthalten, bei anderen nur in vereinzelten Partien, spricht auch dafür, dass die Sekretion von solchen Stoffen nicht besonders stark ist; bei *Dendrocoelum* und den Süsswassertricladen im allgemeinen habe ich überhaupt keine Alizarinsekretion durch das Wassergefässsystem beobachtet.

3. Der Farbentransport zum Darme.

Schliesslich bleibt noch die Frage zu behandeln, wie der Farbentransport zum Darme vor sich geht.

Sowohl bei Hungertieren wie bei gefütterten Tieren kann man in den Vakuolen der Darmzellen eine fortschreitende Farbenansammlung und Farbenausfällung beobachten. Bei Hungertieren, wo die Defäkationsfrequenz erheblich herabgesetzt ist, werden diese Farbstoffmassen nicht oder unvollständig entfernt, wodurch der Darm bei ihnen binnen kurzem die am stärksten gefärbte Körperpartie wird. Bei den

gefütterten Tieren werden die Farbstoffmassen bei der Defäkation allmählich hinausgeworfen, warum die Darmfärbung oft nicht so intensiv wie bei den Hungertieren wird. Wenn wir die Parenchymfärbung in den beiden Fällen vergleichen, so ist es jedoch klar, dass *der Farbentransport vom Parenchym zum Darme sich bei Hungertieren bedeutend langsamer vollzieht, als bei den gefütterten Tieren* ja, bei den ersteren bleiben immer grössere oder kleinere Farbstoffmassen im Parenchym zurück.

Es geht wohl aus dem Angeführten hervor, dass die Kräfte, die beim Farbentransport zum Darme in Tätigkeit sind, bei den gut genährten Tieren effektiver arbeiten als bei den Hungertieren. Da Nahrungsvakuolen vom Neutralrot mehr oder weniger intensiv gefärbt werden, spielen *Diffusionsprozesse* beim Farbentransport gewiss eine sehr wichtige Rolle. Bei Abnahme des Gehalts an Fettsäuren in einer gefärbten Blase könnte der Farbstoff hinausdiffundieren und möglicherweise an einer Stelle gespeichert werden, wo die dissimilatorischen Prozesse zur Entstehung einer neuen säurehaltigen Flüssigkeitsblase führen. Ebenso werden bei der langsamen Spaltung der Nahrungsstoffe im Darme säurehaltige Produkte gebildet, welche für Vitalfarbstoffe ein starkes Speicherungsvermögen haben. Bei den Hungertieren, wo keine neuen Nahrungsvakuolen gebildet werden, muss die Fähigkeit der Darmzellen Farbstoff aus den umgebenden Geweben zu sammeln allmählich abnehmen.

Man würde versucht sein den Übergang der Farbsubstanz in den Darm ausschliesslich von diesem Gesichtspunkt aus zu erklären. Es ist jedoch zu beachten, dass faktisch oft eine *Ausfällung* von Farbsubstanz im Parenchym stattfindet; diese körnigen oder kristallförmigen Ausfällungsprodukte sind ganz sicher nicht so leicht löslich. Meine Versuche das Parenchym mit Karminpulver zu imprägnieren (Vergl. Teil I, S. 49) zeigen auch, dass feste Körper wirklich in den Darm hineintransportiert werden können, um dann entfernt zu werden. Dafür spricht auch, dass ein postgenitaler Transport von Dottertropfen aus dem Parenchym in den Darm hinein vorkommen kann, wie der Verf. nachgewiesen hat (1922).

Es ist mir nicht völlig klar wie diese festen Körperchen in den Darm hineinkommen können. Wenn die Farbenpartikel von besonderen farbenspeichernden Wanderzellen — für deren Existenz jedoch nicht der geringste Beweis vorliegt — aufgenommen werden würden, so müsste wohl auch bei den Hungertieren allmählich alle Farbsubstanz im Darme angesammelt werden (vgl. *Stenostomum* S. 132). Es erscheint mir mehr wahrscheinlich, dass ein Teil der Farbenpartikel in Vakuolen eingeschlossen durch Leitung zwischen den fixen Parenchymzellen transportiert wird. Eine solche *interzelluläre Leitung* an und für sich schafft wohl die festen Ausfällungsprodukte nur langsam und unvollständig beiseite. Die speziell bei der Defäkation einsetzenden, äusserst kräftigen Muskelkontraktionen die von der Peripherie des Körpers gegen das Centrum (d. h. den Darm) hin fortschreiten, müssen wohl die in den Plasmabalken liegenden Farbenpartikel in dieselbe Richtung pressen. Man kann sich vorstellen, dass die letzteren in dieser Weise zuletzt mit den Darmzellen in Kontakt kommen und von diesen aufgenommen werden. Es ist klar, dass

Tiere, die oft defäcieren, dadurch auch von festen Farbenpartikeln im Parenchym befreit werden. Auch Farbentropfen könnten natürlich einen derartigen interzellulären Transport erfahren.

Die Farbenspeicherung geht in allen Teilen des Darms vor sich; ich habe jedoch oft Gelegenheit gehabt zu konstatieren, dass sich die Divertikelspitzen mit besonders grossen Massen von Farbsubstanz beladen. Bei Methylenblauversuchen wurden z. B. grosse Ansammlungen von blauen Klumpen und Körnern in den Divertikelspitzen, spez. im Vorderende beobachtet (Textfig. 8 *c*). Ähnliche Blasen oder Körnchenansammlungen waren in dem Parenchymgewebe der Umgebung zu sehen. *Es scheint also, als ob die Divertikelspitzen in besonders hohem Grade als Depotstätten für Abfallstoffe aus dem Parenchym fungierten.* Hier werden übrigens — wie ich oft Gelegenheit hatte zu beobachten — mit Vorliebe unverdauliche feste Partikel der Nahrung angesammelt (z. B. nach Fütterung mit Schneckenleber die Kalkkonkremente der Leberzellen).

4. Farbenexkretion und normale Exkretion.

Wir wenden uns nun der Frage zu, ob und inwieweit man die Farbenexkretion als ein Parallelphänomen zu der normalen Exkretion betrachten darf. Wir stossen dabei zunächst auf die grosse Schwierigkeit, dass wir die normalen Exkretionsprodukte der Turbellarien nicht genau kennen. Wahrscheinlich gibt es sowohl lösliche als auch unlösliche derartige Produkte.

Sich über die erstgenannten eine Vorstellung zu bilden ist natürlich am schwierigsten. Wilhelmi (1909 b) beobachtete, dass Wasser, in dem er eine grössere Anzahl (ca. 1,000 Ex.) *Procerodes lobata* verwahrte, nach der Fütterung der Tiere einen stark säuerlichen Geruch annahm, und dass der Geruch nach einiger Zeit wiederum entstand, auch wenn das Wasser mehreremals gewechselt wurde. Man könnte sich in Übereinstimmung mit Wilhelmi denken, dass dieser Geruch in Zusammenhang mit einem löslichen Exkrete stünde, welches von den Tieren abgeschieden wird. Die Zusammensetzung dieses Exkrets ist jedoch vollkommen unbekannt. Bei der Analyse von Wasser, in welchem 300 Blutegel 100 Stunden lang verwahrt worden waren, fand Pütter (1907) N in ziemlich reichlicher Menge (0,08 g), auch kleine Mengen von Purinbasen (0,0014 g P—N), dagegen keinen Harnstoff und keine Harnsäure. Nach Pütter wird die grösste Menge N in Form von Ammoniak abgegeben, nach Marchal (1889) soll jedoch auch Trimethylamin gegenwärtig sein. Man könnte sich denken, dass diese scharf riechenden Stoffe auch die Ursache für den von Wilhelmi konstatierten »säuerlichen» Geruch bei den Turbellarien waren. Es ist indessen ebensogut denkbar, dass sich diese Stoffe direkt aus der angewendeten Fütterungssubstanz (Sardellenfleisch) gebildet haben; aus den nicht geringen Mengen fäkaler Produkte, welche sich dort ansammeln müssen, wo sich eine so grosse Menge kürzlich gefütterter Tiere befindet, können durch fortschreitende bakterielle Spaltungsprozesse rasch merkliche Quantitäten von Verwesungsprodukten entstehen. Es scheint

mir daher nicht ohne weiteres klar zu sein, ob die von Wilhelmi beschriebenen Phänomene wirklich die Gegenwart von gelösten Exkretstoffen anzudeuten brauchen.

Ebensowenig wie über die *Natur* der löslichen Exkretprodukte können wir über ihre *Bildungsweise* sagen. Es ist wahrscheinlich, dass sie in gelöster Form in der perivisceralen Flüssigkeit vorkommen, welche die interzellulären Maschenräume erfüllt, und dass sie als Zerfallsprodukte von dem Bindegewebsretikulum, von den Muskel- und Drüsenzellen u. s. w. abgegeben werden. Sie bilden indessen keine unlöslichen Fällungen und kein Koagulum mit Fixierungsmitteln, so dass man von ihnen im Schnittpräparat keine Spur findet.

Etwas besser unterrichtet sind wir über die festen Exkretprodukte, obgleich wir uns auch über ihre chemische Zusammensetzung nicht anders als in Form einer Hypothese äussern können.

Hieher gehören *die in den Exkretvakuolen der Darmzellen vorkommenden Konkremente und Kristallbildungen.* Als Exkretvakuolen bezeichne ich solche normalerweise im Darmepithel vorkommende Vakuolen, welche eine wasserklare Flüssigkeit mit einem oder mehreren festen Körpern enthalten. Von Vitalfarbstoffen wird die Vakuolenflüssigkeit nur schwach oder gar nicht gefärbt, *die festen Konkremente dagegen färben sich gewöhnlich stark.* Die Exkretvakuolen unterscheiden sich also in vielen Punkten von den Nahrungsvakuolen, welche gewöhnlich völlig definierbare Nahrungspartikel enthalten, die sich stark mit Vitalfarbstoffen färben. Während die Nahrungsvakuolen im Hungerzustande verschwinden, nimmt dagegen die Anzahl und die Grösse der Exkretvakuolen zu und sie können bei längerem Hungern schliesslich die Darmzellen vollkommen ausfüllen. Ähnliche Inanitionsphänomene wurden von Wallengren (1902) bei *Paramaecium* beschrieben. Die festen Exkretprodukte können, wie auch St. Hilaire (1910) hervorhebt, ein recht wechselndes Aussehen haben. Sehr oft sind sie sphärisch, mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet oder vom Rande her eingeschnürt. Auch rhombische Prismen, nadelförmige Kristalle oder mehr unregelmässige Kristalldrusen kommen nicht selten vor. Bei jungen Tieren, welche nach dem Verlassen des Kokons längere Zeit ohne Nahrung gehalten worden waren, habe ich eine sehr starke Vermehrung derartiger fester Exkretprodukte beobachtet. (Vgl. Textfigg. 1 *a—b*, 5 *j* [1]).

Was die chemische Zusammensetzung dieser Exkretgebilde betrifft, so können wir uns nur auf unsichere mikroanalytische Resultate stützen. St. Hilaire (l. c.) fand, dass die Kristalle sich in Wasser, Alkohol oder Äther nicht lösen; in kochendem Wasser lösen sie sich besser, aber beim Abkühlen werden die Kristalle wieder gebildet. Ferner lösen sie sich in Säuren (H_2SO_4, HCl, HNO_3) und in Alkalien (nicht in Ammoniak, der statt dessen eine kristallisierende Vereinigung mit ihnen bildet). Auf Grund dieser Reaktionen hält es St. Hilaire für wahrscheinlich, dass die Exkretkristalle aus Purinbasen bestehen, obgleich sie z. B. für die Murexidprobe keinen deutlichen Ausschlag geben. Bei Zusatz von H_2SO_4 wurden typische grosse

[1] Über die Ähnlichkeit dieser Darmkonkremente mit den Nephridialkonkrementen bei anderen Evertebraten und gewissen Harnsäurederivaten bei den Vertebraten siehe das Folgende.

Gipskristalle erhalten, weshalb man annehmen kann, dass Ca mit den N-haltigen Abfallsprodukten verbunden ist.

Gegen die Deutung St. Hilaire's kann eingewendet werden, dass die Kristalle doch, wie man in vielen Fällen beobachten kann, als Dekompositionsprodukte von Fettropfen entstehen, und dass daher die Annahme begründet ist, dass sie teilweise auch aus Fettsäurederivaten bestehen. Übrigens kann man ja daran denken, dass ihre Zusammensetzung etwas wechselt (vgl. die wechselnde Kristallform).

Man kann sich fragen, wie das oft auffallend starke Wachstum der Vakuolenkonkremente erklärt werden kann. In der Tat muss man wohl einen *Import von gelösten Exkretsubstanzen aus den den Darm umgebenden Geweben* mit in Berechnung ziehen[1]. Bei Hungertieren, wo die dissimilatorischen Prozesse überwiegen und die auf diese Weise im Darmepithel gebildeten Dissimilationsprodukte nicht länger abgeführt werden können (da der Defäkationsakt aufgehoben ist), finden wir daher, dass das Darmepithel von Massen solcher festen Konkremente erfüllt ist. Bei gefütterten Tieren werden diese Konkremente ja nach und nach bei den Defäkationen entfernt. Dadurch kommen bei den letzteren noch einige weitere Faktoren hinzu, welche bei der Drainierung des Körpers mitwirken. Erstens tragen die beim Defäkationsakt einsetzenden kräftigen Muskelkontraktionen sicherlich in hohem Grade zur Mischung der Gewebsflüssigkeiten bei. Die lokal gebildeten gelösten Dissimilationsprodukte, die sicherlich nur äusserst langsam diffundieren (beachte auch die »wabenförmige» Struktur des Parenchyms) kommen dadurch in rascheren osmotischen Kontakt mit dem Darmepithel. Zweitens dürfte der Darm (sowohl das Epithel als auch das Lumen) bei diesen Tieren wenigstens nach jeder Defäkation eine schwächere Konzentration von Dissimilationsprodukten enthalten als die Gewebe der Umgebung. Infolge des Konzentrationsfalles werden dann neue Mengen von Exkretstoffen in das Darmepithel hineindiffundieren. Wir haben demnach das Recht zu erwarten, dass *die Dissimilationsprodukte bei gefütterten Tieren rascher und vollständiger entfernt werden als bei Tieren, welche hungern.*

Der ganze Verlauf der Exkretion von Farbstoffen deutet darauf hin, dass er im Grossen und Ganzen in der gleichen Weise vor sich geht wie die Exkretion der normalen Exkretionsprodukte. Nur der eine Unterschied liegt vor, dass die Farbstoffe oft im Parenchym ausgefällt werden, wo die normalen Exkretionsprodukte nur seltener abgelagert werden. Dies dürfte darauf beruhen, dass, wie früher gezeigt wurde, die Plasmablasen eine besonders starke Anziehungskraft auf gewisse Vitalfarbstoffe ausüben. Aber dass auch in diesem Falle die eingeführten Fremdkörper (Farbstoffe) durch den Darm ausgeschieden wurden, ging aus den früher angeführten Experimenten zur Genüge hervor. — *Der Darm muss also als ein wichtiges oder richtiger gesagt als das einzige stärker wirksame Exkretionsorgan angesehen werden.*

[1] Vgl. S. 70.

B. Die Exkretion bei den Rhabdocölen.

1. Stenostomum leucops (Ant. Dug.).

Die Tiere färben sich schon bei äusserst geringen Konzentrationen der meisten Vitalfarbstoffe stark. Das gilt besonders für das Epithel.

Nach Behandlung mit *Neutralrot* zeigen die Tiere folgendes Färbungsbild.

Im Epithel färben sich die Rhabditen und Körner intensiv rot. Die ausgeprägte Fähigkeit der Rhabditen basische Vitalfarbstoffe aufzunehmen ist für *Stenostomum* ausserordentlich charakteristisch. Dagegen geben die Rhabditen nicht die sonst gewöhnliche braunschwarze Farbenreaktion mit Jodjodkalium.

Die Wimpergruben sind gewöhnlich ungefärbt oder zeigen nur eine schwache, netzförmige, hellrote Zeichnung.

Die Art und Weise, wie der Darm sich färbt, wurde schon früher besprochen (Teil I, S. 70).

In der von spärlichen Mesenchymfäden durchzogenen Körperhöhle findet man grosse rote Klumpen oder Körneraggregate, entweder frei oder in rundliche oder etwas unregelmässige Zellen eingeschlossen (bis zu ca. 20 μ im Durchmesser). Gewöhnlich liegen diese Zellen speziell im Vorderende angehäuft. (Textf. 10, *a*).

Das Wassergefässsystem nimmt kein Neutralrot auf, auch nicht die übrigen angewandten basischen Vitalfarbstoffe (Methylenblau, Brillantkresylblau, Nilblau, Bismarkbraun u. a. m.).

Wesentlich anders gestaltet sich das Färbungsbild bei Färbung mit *Alizarin* (vgl. Textf. 10, *b*—*c*). Dieser Farbstoff wird von den Rhabditen und Epithelkörnern nicht aufgenommen und lässt daher das Epithel ungefärbt. Dagegen wird Alizarin von den Exkretzellen des Darms (S. 65—66), von gewissen Mesenchymzellen (bis zu 20—25 μ im Durchmesser) sowie von einem Teile des Wassergefässsystems aufgenommen; auch das Schleimsekret an der Innenseite des Pharynx färbt sich mehr oder weniger intensiv. Die die Farbe aufnehmenden Mesenchymzellen findet man oft in grossen Mengen im Vorderende oder ringsum den Darm herum; sie unterscheiden sich nur ihrer Lage nach von den Exkretzellen des Darms, mit denen sie offenbar in einem nahen Zusammenhange stehen.

Es ist demnach klar, dass das Mesenchym bei *Stenostomum* Atrocyten mit verschiedenen spezifischen Charakteren einschliesst: die einen haben ein besonders starkes Speicherungsvermögen für Neutralrot, Methylenblau u. s. w., andere haben eine starke Affinität zu Alizarin. Diese Atrocyten können mit oft massenhaft im Parenchym vorkommenden, runden oder unregelmässigen Zellen identifiziert werden, welche oft etwas gelbliche, halbfeste Körner oder Klumpen in wechselnder Menge enthalten. Ein Teil dieser Zellen sitzt einzeln oder in Klumpen unter dem Epithel oder auf dem Darme (Darmexkretocyten), nicht selten auch auf den Wassergefässen. Andere flottieren frei und werden bei Muskelkontraktionen nach der einen oder der anderen Richtung hin gepresst. Der Inhalt der Neutralrotatrocyten ist in Alkalien

(NaOH, Ammoniak u. s. w.) leicht, in Säuren dagegen schwer löslich (sogar in 25 %iger HCl); im Gegensatz dazu ist der Inhalt der Alizarinatrocyten in Säuren leicht, in Alkalien dagegen schwer löslich (vgl. S. 65).

Die Atrocyten sind also Exkretzellen, welche wenigstens teilweise verschiedenartige

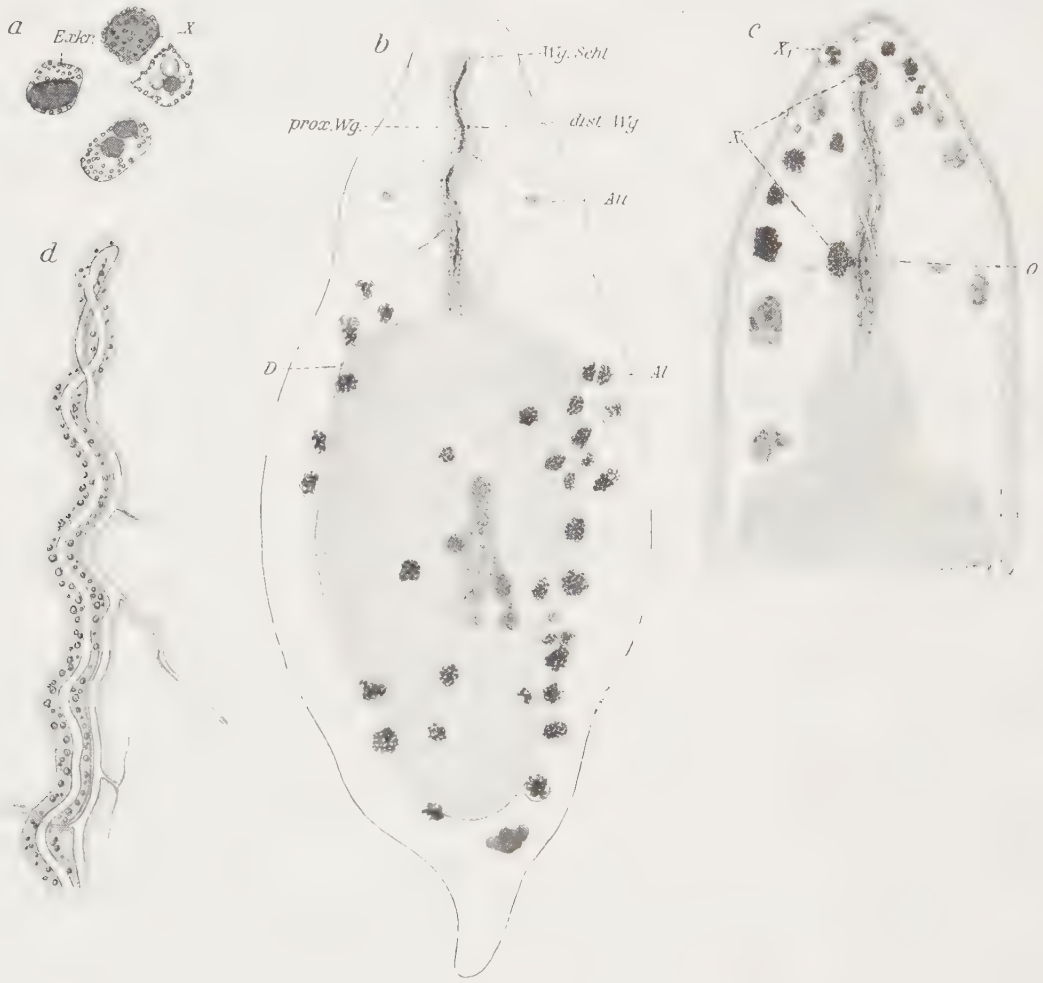


Fig. 10.

Stenostomum leucops. a: Neutralrotatrocyten (*Exkr.* Exkretkörner, *X* Farbenklumpen). — *b—c:* Nach Alizarinfärbung (*Al.* Alizarinatrocyten, *Au.* Auge, *D.* Darm, *dist. Wg.* distaler Schenkel des Wassergefässsystems, *O.* Mund, *prox. Wg.* proximaler Schenkel des Wassergefässsystems, *Wg. Schl.* Wassergefässschlinge, *X*, X_1 Alizarinatrocyten). Nur der vordere Teil des Wassergefässsystems eingezeichnet. Im Darme des Tieres bei *b* durchschimmernde Alizarinklumpen. — *d:* Wassergefässschlinge mit Konkrementen.

Exkretstoffe enthalten. Ihrem Aussehen nach unterscheiden sie sich im übrigen kaum von einander (die Darmexkretocyten enthalten jedoch immer feste und lichtbrechende Körner, während der Exkretinhalt der Neutralrotatrocyten meistens mehr halbflüssig ist). Wenn man die Tiere zuerst mit einer Neutralrotlösung und dann mit Ali-

zarin färbt, so kann man eine Färbung sowohl der Neutralrot- als auch der Alizarinatrocyten erhalten; die ersteren sind rot, die letzteren intensiv dunkelblau gefärbt.

Der Entfärbungsprozess wurde bei einerseits mit Neutralrot, andererseits mit Alizarin gefärbten Tieren studiert.

Gegen 50 grosse *Stenostomum*-Exempl. wurden 24 Stunden lang in schwacher Neutralrotlösung vital gefärbt und dann in reines Wasser überführt, welches wiederholt gewechselt wurde; schliesslich kamen sie in reines Wasser, dem einige mit Rotatorien reichlich besetzte Wassergewächse (Nahrungssubstrat) zugesetzt worden waren.

Es ergab sich, dass nach 7 Tagen die meisten Tiere weiterhin stark gefärbt waren. Die Neutralrotatrocyten wie früher gefärbt (bisweilen blasser rot). Die rotgefärbten Rhabditen stellenweise verschwunden und durch ungefärbte ersetzt.

Nach 18 Tagen waren alle Tiere deutlich blasser. Die Neutralrotatrocyten bei den meisten weiterhin mehr oder weniger stark gefärbt. Das Epithel stark entfärbt.

Nach 24 Tagen waren die meisten Exempl. makroskopisch farblos. Die Neutralrotatrocyten deutlich blasser oder entfärbt. Bei einigen Exemplaren enthielten die unteren Pharyngealzellen rote Körner, welche ringsum den Pharynx, bei seinem Übergange in den Darm, eine schmale, ringförmige Zone bildeten.

Nach 32 Tagen enthielten die Tiere nur unbedeutende Farbreste, vor allem im Vorderende, wo eine Anzahl noch schwach gefärbter, hellroter Atrocyten beobachtet wurde.

Aus den Neutralrotversuchen geht einerseits hervor, dass man keine deutlichen Lageveränderungen der Neutralrotatrocyten beobachten kann, andererseits dass die Entfernung des Farbstoffs aus den Atrocyten hauptsächlich durch Diffusion erfolgen dürfte. Wohl habe ich in einigen Fällen Atrocyten beobachtet, deren Inhalt in Körnchen oder nadelförmige kleine Körper zu zerfallen schien, welche mit den eben genannten Epitheleinschlüssen Ähnlichkeit zu haben schienen; aber im grossen und ganzen dürften die Atrocyten intakt bleiben. Eine amöboidartige Einwanderung von Atrocyten in das Epithel oder in den Darm habe ich nicht beobachtet. Dagegen bin ich stark dazu geneigt, die Farbenverringerung in den Atrocyten mit dem Farbenabsorbtionsvermögen der Rhabditen in Zusammenhang zu stellen. Dieses ist zweifellos bedeutend grösser als das der Atrocyten. Wenn die ursprünglichen, mit Farbe gesättigten Rhabditen ausgestossen und durch neue ersetzt werden, so müssen die letzteren also Farbstoff von den Atrocyten absorbieren, welche ihrerseits deutlich nach und nach entfärbt werden. Es ist charakteristisch, dass die Rhabditen im Vorderende (der »Nasenspitze») die Färbung längere Zeit behalten als in anderen Teilen des Epithels; die Neutralrotatrocyten liegen ja auch in der Regel hier speziell angehäuft. Wenn man untersucht, was die Ursache für die fleckweise Entfärbung des Epithels ist, so findet man auch sehr oft Neutralrotatrocyten in grösserer oder geringerer Zahl unmittelbar unter den gefärbten Teilen, während sie unter den entfärbten Epithelpartien fehlen.

Man könnte daran denken, dass auch der Darm einen Teil des Farbstoffes aus den Atrocyten aufnimmt. Die Farbenabsorbtion würde mit der Entstehung von assimilatorischen und dissimilatorischen Produkten mit einem starken Speicherungsvermögen für Neutralrot in Zusammenhang stehen können. Wir haben gesehen, dass die Körner und Vakuolen der Darmepithelzellen Vitalfarbstoffe zu speichern vermögen (S. 70, 71). Wir haben indessen auch gesehen, dass die ersteren zum grossen

Teile fettsäurehaltige Assimilationsprodukte der extrazellulär vor sich gehenden Digestion sind und sich früher oder später zu dem grossen zentralen Öltropfen vereinigen. Wenn diese in Neutralfett umgewandelt werden, muss ihr Lösungsvermögen für Farbstoffe sich verringern; der sich ausdifferenzierende Farbstoff kann wiederum in neuen fettsäurehaltigen Körnern gespeichert werden. Es ist mit anderen Worten schwer sich vorzustellen, dass die letzteren eine Farbenexkretion vermitteln könnten. Die Vakuolen dürften dagegen wohl wenigstens zum Teile ihren Inhalt in das Darmlumen entleeren. Sie scheinen jedoch bei der Farbenexkretion kaum eine grössere Rolle zu spielen. Ein Vergleich zwischen der Geschwindigkeit der Entfärbung in den Nahrungs- und in den Hungerkulturen zeigt keine deutlichen Unterschiede hinsichtlich der Farbenexkretion. Die Hungertiere werden innerhalb von ungefähr der gleichen Zeit entfärbt wie die gefütterten Tiere.

Nicht selten beobachtet man einen oder den anderen Neutralrotatrocyt, der dem median verlaufenden Wassergefässtamm aufsitzt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch auf diesem Wege ein Teil des Farbstoffes aus dem Körper entfernt werden könnte. Ich habe jedoch niemals gesehen, dass die Wassergefässwände selbst oder ihre Körner und Vakuoleneinschlüsse sich mit Neutralrot färbten.

Die Farbenexkretion verläuft bei den mit Alizarin gefärbten Tieren sehr rasch; dieses Verhalten steht im Gegensatz zu dem, was nach unseren Feststellungen bei der Färbung mit Neutralrot der Fall ist. Schon innerhalb eines oder zweier Tage sind die Tiere wieder vollständig farblos. Der Farbstoff wird wahrscheinlich auf mehreren Wegen entfernt, vor allem jedoch durch den Darm. Wenn man die Tiere nach der (ca. zweistündigen) Färbung in reines Wasser überführt, so kann man leicht beobachten, wie grosse, dunkelblaue Körnerklumpen sich im Darmlumen anzuhäufen beginnen (Textfig. 10, *b*). Dabei verschwinden zuerst die Alizarinatrocyten ausserhalb des Darmes und schliesslich auch die intensiv gefärbten Exkretzellen der Darmwand. *Daraus geht hervor, dass die Alizarinatrocyten in der Richtung gegen den Darm zu wandern* — wahrscheinlich im Anschlusse an die spärlichen Bindegewebszüge —, *sich zwischen die Darmepithelzellen eindrängen und in das Darmlumen eintreten oder ihren Exkretinhalt in dasselbe entleeren.* Wir können sagen, *dass die Darmexkretocyten Alizarinatrocyten sind*, die im Begriffe stehen das Darmepithel zu durchwandern [1]. Infolge dessen können die ersteren im Verhältnis zu dem übrigen Darmepithel in verschiedenen Schichten vorkommen: vollkommen extraepithelial, teilweise oder ganz intraepithelial. Es kommt vor, dass die Darmexkretocyten vollständig fehlen; in solchen Fällen zeigt es sich nach der Behandlung mit Alizarin, dass die Alizarinatrocyten häufig an anderen Stellen (besonders in der Schnauzenpartie) angehäuft liegen, aber in der Umgebung des Darms nicht vorkommen.

In anderen Fällen entleeren die Alizarinatrocyten ihren Exkretinhalt durch das Wassergefässsystem. Dies gilt wenigstens für einen Teil der ringsum die präga-

[1] Es scheint, als ob die Belastung mit dem Alizarinfarbstoff die Durchwanderungsgeschwindigkeit der Atrocyten verstärkt, denn es ist wohl kaum wahrscheinlich, dass die exkretorischen Prozesse unter gewöhnlichen Verhältnissen so schnell verlaufen wie bei den Alizarinversuchen.

strale Partie des Wassergefässsystems angehäuften Atrocyten. Diese kommen oft mehr oder weniger dicht angesammelt vor und sitzen bisweilen deutlich auf dem nach hinten verlaufenden Schenkel (dem Hauptstamm) des Wassergefässsystems fest, niemals dagegen auf dem nach vorne verlaufenden, etwas schmaleren distalen Schenkel oder auf dessen Zweigen (Textfig. 10 *c*, bei *X*). Im Lumen des ersteren beobachtet man sehr oft dunkelblaue Alizarinflocken oder -körner, die gewöhnlich lange, zusammenhängende Pfropfen im Vorderende bilden (vgl. Textfig. 10, *b—c*) und bisweilen auch in dem übrigen Teile des Hauptstammes vorkommen, bis zu dem in der Nähe des hinteren Körperendes gelegenen Mündungsporus des Wassergefässsystems. Auch auf dem hinteren Teile des Hauptschenkels kann man bisweilen festsitzende Alizarinatrocyten beobachten.

Man findet, dass die Alizarinpfropfen sehr lange Zeit im Lumen der Wassergefässe liegen können, bevor sie entfernt werden. Bei einem unmittelbar nach der Färbung isolierten Tiere fanden sich grosse Pfropfen noch mehrere Tage später vor (die Alizarinatrocyten verschwunden).

Aus den Alizarinversuchen scheint hervorzugehen, dass der nach hinten verlaufende Schenkel des Wassergefässsystems und vor allem der vordere (prägastrale) Teil desselben eine aktiv exkretorische Wirksamkeit ausübt, die sich darin äussert, dass er alkalische (oder jedenfalls nicht saure) Exkretstoffe aufnehmen und dieselben dann an die im Lumen befindliche Flüssigkeit abzugeben vermag. Dieses Resultat stimmt in der Tat sehr gut mit der Vorstellung überein, die wir uns auf Grund der Struktur des Wassergefässsystems von dem Exkretionsmechanismus machen können. Der nach vorne verlaufende, etwas schmalere Schenkel (dist. Wg. in Textfig. 10 *b*) hat ebenso wie seine Zweige vollständig hyaline, nicht verdickte Wände und enthält keine Vakuolen oder Konkremente; dieser Teil erwies sich auch bei der Exkretion sowohl von Neutralrot, als auch von Alizarin als vollständig inaktiv. Der nach hinten verlaufende, unverzweigte Hauptschenkel (prox. Wg.) hat dagegen ziemlich stark verdickte Wände, in denen wir häufig Konkremente und Vakuolen finden, bisweilen in grossen Mengen, besonders in dem prägastralen Teile (Textfig. 10, *d*). Bei vielen Tieren finden wir nur Konkremente oder nur Vakuolen; sie können jedoch gleichzeitig vorkommen. Die Vakuolen können nach der Färbung mit Alizarin reichlich blaue Körner enthalten. Wie die Farbpartikel und die festen Körner entfernt werden wissen wir nicht; die Alizarinausflockung in den Kanälen zeigt indessen, dass das Kanalepithel ein stark konzentriertes Sekret absondert, welches, wie man annehmen kann, unter normalen Exkretionsbedingungen aus den Exkretstoffen gebildet werden kann, aus welchen die Konkremente bestehen. In der Tat findet man bisweilen feste, einfache oder zusammengesetzte Konkremente auch in den Kanälen, *aber nur in dem prägastralen Teile des Hauptschenkels* (in einem Falle wurde ein solches Konkrement von ca. 10 μ Diam. beobachtet!). Wahrscheinlich hatte das abgegebene Sekret bei solchen Gelegenheiten eine abnorm konzentrierte Beschaffenheit. Diese Konkremente sind ebenso wie die festen Körner der Alizarinatrocyten und der Wassergefässwände in Säuren leicht löslich.

Ich will schliesslich noch darauf hinweisen, dass die Alizarinatrocyten bisweilen auch in das Körperepithel auswandern und auf diesem Wege ihren Exkretinhalt abgeben zu können scheinen. In Textfig. 10 *b* habe ich eine der wenigen Beobachtungen dargestellt, die ich hierüber machen konnte; der bei X_1 sichtbare Atrocyt platzte während der Beobachtung und entleerte seinen Inhalt nach aussen. Dieser Auswanderungsweg scheint jedoch nur bei besonders starker Anhäufung von Atrocyten im Vorderende in Anspruch genommen zu werden.

Zusammenfassung. Im Mesenchym von *Stenostomum* kommen zwei verschiedene Arten von farbenspeichernden Zellen vor: Neutralrotatrocyten und Alizarinatrocyten. Die ersteren speichern ausser Neutralrot alle gewöhnlichen basischen Vitalfarbstoffe, die letzteren dagegen nur Alizarin. Beide Arten von Atrocyten enthalten Exkretstoffe, welche mehr oder weniger körnige Massen bilden. Lösungsmitteln (Säuren, Basen) gegenüber verhalten sich diese Exkretprodukte in entgegengesetzter Weise: die der Neutralrotatrocyten sind in Alkalien, die der Alizarinatrocyten in Säuren leichter löslich. Die Neutralrotatrocyten scheinen selbst nicht in der Richtung gegen eines der exkretorischen Gewebe (Darm, Wassergefässystem, Epithel) zu wandern; dagegen dürfte wenigstens ein Teil ihrer löslichen Exkretstoffe von gewissen Epitheleinschlüssen (vor allem den Rhabditen) gesammelt und mit diesen durch Hautexkretion entfernt werden. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass die Neutralrotatrocyten unter gewissen chemischen Umsetzungsprozessen in Alizarinatrocyten umgewandelt werden können. Die letzteren sind ausgeprägte Wanderzellen, welche ihren Exkretinhalt entweder durch den Darm oder durch das Wassergefässystem abgeben. Auf dem erstgenannten Wege wird die Hauptmenge aller Alizarinatrocyten entfernt. Die Darmexkretocyten (»die braunen Drüsen») sind nichts anderes als Alizarinatrocyten, welche im Begriffe stehen das Darmepithel zu durchwandern. Ein Teil der Alizarinatrocyten, besonders die prägastral gelegenen, entleeren ihren Exkretinhalt durch das Wassergefässystem, u. zw. durch den nach hinten verlaufenden Hauptschenkel [1]. Dieser erweist sich übrigens als der einzige aktiv exkretorische Teil des Wassergefässystems (in den verdickten Wänden zahlreiche Vakuolen und Konkremente; die letzteren bisweilen auch im Lumen). Die Exkretionswirksamkeit ist in der vorderen, prägastralen Partie desselben besonders stark. Unter gewissen Bedingungen (bei abnorm starker Ansammlung von Exkretsubstanzen in den Alizarinatrocyten?) scheint auch Hautexkretion vorkommen zu können.

2. **Mesostoma lingua** (Abildg.).

Nach Vitalfärbung mit *Neutralrot* findet man vor allem die pigmentführenden Bindegewebszellen intensiv gefärbt. Der Farbstoff wird sowohl von den Pigmentkörnern selbst, als auch von Klumpen, Tropfen, Körnern und Konkrementen in den Zellen aufgenommen.

[1] Der Farbstoff (wie auch Exkret) wird gewiss auch durch Diffusion, unabhängig von atrocytären Wanderzellen aufgenommen, denn Farbenausflockungen kommen in den Kanälen vor, auch wenn keine Alizarinatrocyten ringsum die letzteren liegen (vgl. Textfig. 10 *b*).

Die Stäbchendrüsen des Mesenchyms und ihre in das Vorderende mündenden Ausführungsgänge (»Stäbchenstrassen«) enthalten meistens gefärbte Sekretkörner.

Teile des Verdauungsapparates, vor allem die lateralen Pharyngealdrüsen mit ihren Ausführungsgängen (vgl. Teil I, S. 59) und gewisse grosse Vakuolen in den Darmzellen färben sich gleichfalls stark, ebenso auch Körner und Konkremente im Darmepithel.

Schliesslich beobachtet man hier und da auf dem Wassergefässnetz — wenigstens bei älteren Tieren — Ansammlungen von kleinen, stark violetten Tropfen, welche besonderen, auf den Kanalwänden liegenden atrocytären Mesenchymzellen angehören, die mit den Pigmentzellen in Verbindung stehen (T. II, Fig. 9, 10).

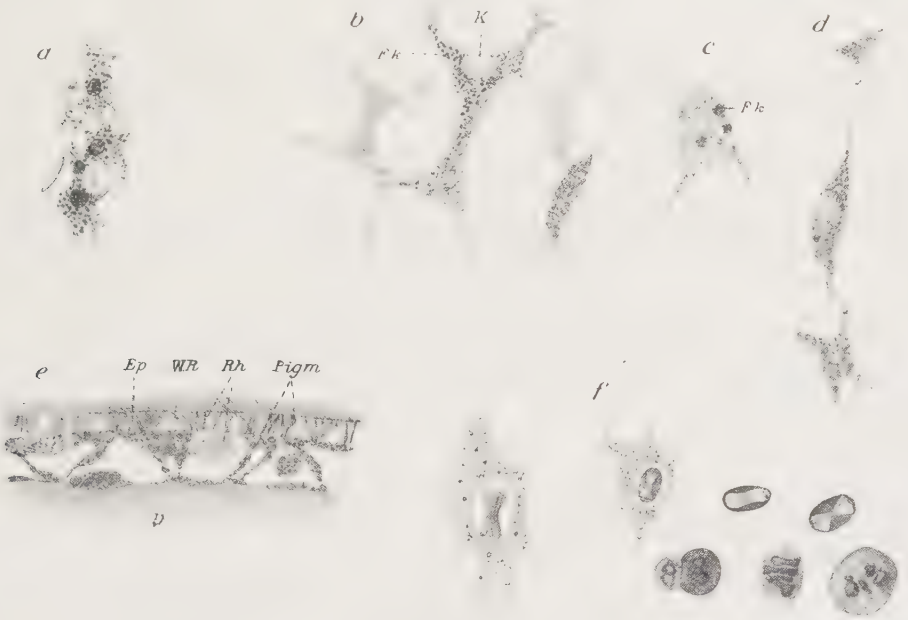


Fig. 11.

a: Pigmentzellen von *Mesostoma lingua* (Methylenblau). — *b—d:* Pigmentzellen von *M. ehrenbergii* (Brillantkresylblau). *F. k.* Farbenkörner, *K.* Kern. — *e:* Teil des Körpers mit pigmentiertem Bindegewebe (*M. lingua*). *D.* Darm, *Ep.* Epithel, *Pigm.* pigmentiertes Bindegewebe, *Rh.* Rhabditen (adenale und dermale), *W. R.* wasserklarer Raum. — *f:* Pigmentzellen und Exkretkörper aus dem Pigmentnetz von *Dalyellia cuspidata* (Neutralrot).

Methylenblau färbt beinahe ausschliesslich die Pigmentzellen, aber gibt mehr distinkte Färbungsbilder als Neutralrot. Während der letztere Farbstoff die ganze Pigmentzelle durchtränkt, konzentriert sich die Methylenblaufärbung auf die geformten Bestandteile der Zelle, also die Pigmentkörner, Vakuolen u. s. w. (Textfig. 11, *a*, vgl. auch *b—d*). Man kann diese Zellen auf Grund ihrer ausgeprägt atrocytären Eigenschaften leicht nachweisen, auch wenn sie kein Pigment enthalten oder wenn dieses nur unvollständig ausgebildet ist. Bei eben ausgeschlüpften, voll-

kommen farblosen Exemplaren konnte ich nach Behandlung mit Methylenblau (6-stündige Färbung in schwacher Lösung) ein besonders schön hervortretendes Netz von kleinen, blauen Tropfen beobachten, die ebenso angeordnet waren wie in den Pigmentzellen bei erwachsenen Exemplaren.

Man erhält mit diesen Vitalfarbstoffen auch sehr schöne Bilder von den Verzweigungsformen der Pigmentzellen. Die Pigmentzellen kommen in verschiedenen Schichten vor. Einerseits bilden sie ein subepitheliales Netz, andererseits liegen sie auf der Darmwand, und schliesslich spannen sie sich mit verzweigten Strängen quer durch die ziemlich geräumige Periviszeralhöhle aus, wobei sie Darm und Hautmuskelsack mit einander verbinden (Textfig. 11 *e*). Man findet auch freie, flottierende Pigmentzellen in der Leibeshöhle.

In den Pigmentzellen lernen wir also Zellen kennen, die in besonders hohem Masse die Fähigkeit besitzen gelöste Farbstoffe zu speichern, d. h. sie sind wirkliche Atrocyten [1].

Nach Luther (1904) sind die Pigmentzellen ihrem Ursprung nach Bindegewebszellen, die in ihrem Protoplasma Pigment abgelagert haben. Ebenso wie die Bindegewebszellen können sie daher in wechselnden Formen vorkommen, einerseits als verzweigte, mit einander anastomosierende, andererseits als freie, in Maschenräumen flottierende Zellen. Von der Pigmententwicklung bei der nahestehenden *Mesostoma Ehrenbergii* gibt uns Luther eine gute Vorstellung. Ein Vergleich zwischen den Pigmentzellen bei jungen Tieren ergibt, dass das Pigment zuerst in Form von kleinen, gelblichen Körnchen in den Ausläufern der Mesenchymzellen auftritt und sich dann in zentripetaler Richtung ausbreitet, wobei ungünstige äussere Verhältnisse die Pigmentbildung stark begünstigen. »Bei dieser Zunahme des Pigments lässt sich Schritt für Schritt verfolgen, wie die zuerst vorhandenen Anhäufungen sehr feiner Körnchen an Ausdehnung zunehmen, wie die Körnchen zu grösseren Körnern und Klumpen verschmelzen und immer weiter gegen den Kern vordringen, bis die ganze Zelle mit Ausnahme des Nucleus davon erfüllt ist. In diesem Stadium sind besonders die Ausläufer vielfach durch die Pigmentklumpen ausgebuchtet und zeigen schon bei schwacher Vergrösserung eine grobe Körnelung. Häufig treten auch Vakuolen auf, die ein oder mehrere Körnchen enthalten.»

In ähnlicher Weise dürfte die Pigmententwicklung bei anderen pigmentierten Formen vor sich gehen, bei denen man oft die Zunahme der Pigmentierung mit zunehmendem Alter verfolgen kann (z. B. bei *Strongylostoma radiatum*).

Luther diskutiert ferner die Herkunft und die Bedeutung der Pigmentkörner. Sind sie Produkte, welche in den Mesenchymzellen selbst entstehen oder werden sie an einer anderen Stelle gebildet? In den Vakuolen der Darmzellen kommen ganz ähnliche Körner vor, oft in grosser Zahl. Man könnte sich daher vorstellen,

[1] Auch andere *basische* Vitalfarbstoffe, z. B. Brillantkresylblau und Bismarkbraun werden mit Begehrlichkeit von den Pigmentzellen aufgenommen; dies ist dagegen mit Trypanblau, Erythrosin u. a. *sauren* Farbstoffen nicht der Fall. Alizarin färbt nur das Schleimsekret im Pharynx (nicht die Pigmentzellen oder Teile des Wassergefässsystems).

dass die Pigmentkörner als Abfallsprodukte in den Darmzellen entstanden und sekundär in das Mesenchym ausgewandert sind, wo sie entweder für ständig gespeichert oder auch durch das Epithel hinaustransportiert werden können, wie Böhmig (1890) bei den Allöocölen zu finden glaubte. Luther hält jedoch diesen Entwicklungsgang für wenig wahrscheinlich. »Denn wollte man annehmen, dass, sei es auch nur ein Teil der festen Abfallsprodukte der intrazellularen Verdauung als Exkretionskörnchen aus dem Darm in das Mesenchym gelangen, so müsste dieses bei der Gefrässigkeit unsrer Tiere auch unter den günstigsten Lebensbedingungen sehr bald von Pigment erfüllt werden, falls letzteres nicht auf dem einen oder dem andern Wege entfernt wird.» Dass die Pigmentkörnchen, wie Böhmig (l. c.) glaubt, aufgelöst und als nicht färbbarer Schleim durch die im Epithel liegenden »wasserklaren Räume» (Textfig. 11 *e*, *WR.*) abtransportiert werden sollten, hält Luther für nicht sehr wahrscheinlich. Er kommt daher zu dem Schlusse, dass die Pigmentkörnchen nicht aus dem Darme stammen, sondern in den Mesenchymzellen selbst gebildete, feste Exkretionsprodukte sind. Als Stütze hiefür hebt er die besonders starke Pigmentierung in der Umgebung von Organen mit lebhaftem Stoffwechsel hervor, z. B. der Uteri, der Hoden und Dotterstöcke.

Wie wir sehen, fasst Luther das Pigment als ein Abfallsprodukt auf; dieses exkretorische Pigment kann nach diesem Verf. in jeder Mesenchymzelle gebildet werden. Es dürfte in diesem Zusammenhang am Platze sein darauf hinzuweisen, dass das, was bei den Turbellarien als Pigment beschrieben zu werden pflegt, die heterogensten Dinge zu umfassen scheint, angefangen von unzweifelhaftem Pigment bis zu allen möglichen Tropfen, Körnchen und Konkrementen, soweit diese in der einen oder der anderen Weise gefärbt sind. Der Pigmentbegriff hat auf diese Weise eine unerlaubt weite Ausdehnung erhalten. Es ist allerdings richtig, dass in Zellen, welche Pigment enthalten, daneben auch Einschlüsse der eben genannten Art vorhanden zu sein pflegen und dass die letzteren aller Wahrscheinlichkeit nach teilweise in Pigment umgesetzt werden können. Sie enthalten jedoch sicherlich auch Stoffe, welche mit wirklichen Exkreten näher verwandt sind. Beweise dafür fehlen nicht. Bei der pigmentierten Form *Dalyellia cuspidata* nehmen die Pigmentzellen ebenfalls Vitalfarbstoffe auf. Ausser feinkörnigen Pigment enthalten die Zellen hier oft grössere Blasen, die sich mit Neutralrot intensiv färben. In diesen Blasen kommen unregelmässige Klumpen und Konkremente vor, ausserdem aber *nicht selten grosse (bis zu ca. 5 μ lange), klare Exkretkristalle in stundenglasförmigen Büscheln* (Textfig. 11 *f*), welche stark an gewisse Harnsäurekristalle oder an die wahrscheinlich zum Teil von Calziumphosphat (nach gewissen Verfassern auch von Harnsäure) bestehenden Exkretkristalle der Protozoen erinnern (vgl. z. B. Höber 1920, Fig. 63, S. 228 und Burian 1910, Fig. 4, S. 272). Bei *Mesostoma lingua* sowie bei *M. Ehrenbergii* habe ich allerdings solche typische Exkretkristalle nicht beobachtet; es ist jedoch zweifellos, dass die stark färbbaren Blasen und Klumpen, welche man oft zusammen mit dem Pigmente beobachtet, wirklich gleichartige Abfallsstoffe enthalten.

Die Frage, welche uns in diesem Zusammenhang besonders interessiert, ist die,

ob der Exkretinhalt der Pigmentzellen in Form von permanenten Depots gespeichert oder ausgeschieden wird. Eine gewisse Handhabe für die Lösung dieser Frage können wir ohne Zweifel aus folgendem Versuche erhalten.

Gegen 60 Exempl. von *Mesostoma lingua* wurden 24 Stunden lang in einer schwachen *Neutralrot*lösung vital gefärbt. Dann wurden die Tiere in reines Wasser gebracht und auf zwei Kulturen verteilt; in der einen Kultur wurden sie jeden zweiten oder dritten Tag mit Wurmstücken gefüttert, in der anderen bekamen sie keine Nahrung. Schon nach einigen Tagen bemerkte man ein deutliches Abblassen der Tiere in den beiden Kulturen. Die Pigmentzellen waren nicht länger hellrot, sondern mehr braunrot. Nach 10 Tagen waren die Pigmentzellen bei fast allen Tieren in der Nahrungskultur entfärbt; die Hungertiere waren wohl auch deutlich entfärbt, aber lange nicht so stark als die anderen Tiere. Noch nach 26 Tagen hatten die Hungertiere einen deutlichen, wenn auch schwachen rötlichen Farbenton, der bei den gefütterten Tieren nicht beobachtet werden konnte. Als besonders bemerkenswert habe ich notiert, dass die lateralen Pharyngealdrüsen auch bei den gefütterten Tieren äusserst langsam entfärbt wurden, bedeutend langsamer als die Pigmentzellen.

Bei einem anderen Versuche wurden gegen 30 Exempl. mit *Methylenblau* vital gefärbt und dann in reines Wasser überführt. Die Pigmentzellen waren intensiv gefärbt, die Lateraldrüsen und die Vakuolen der Darmzellen (mit Ausnahme der Konkremente) dagegen beinahe farblos. Während der folgenden Beobachtungszeit, während derer die Tiere reichlich gefüttert wurden, zeigte sich keine Entfärbung. Sogar nach einer Versuchszeit von 38 Tagen konnte nicht beobachtet werden, dass die Pigmentzellen ihre Farbenstärke verloren hatten.

Was diese beiden in Kürze angeführten Versuchsserien anbetrifft, so ist es zunächst in die Augen fallend, dass sich einerseits Neutralrot, andererseits Methylenblau den Pigmentzellen gegenüber so verschieden verhalten. *Neutralrot verschwindet rasch ziemlich vollständig aus den Pigmentzellen, was bei den gefütterten Tieren rascher eintritt. Methylenblau dagegen scheint bedeutend fester an das Pigment gebunden zu werden.* Es ist möglich, dass in dem letzteren Falle wirklich eine chemische Bindung des Farbstoffes stattfindet. Wenn wir annehmen, dass Neutralrot dagegen nur lose absorbiert wird, so liesse sich dieser Farbstoff leicht aus den Pigmentzellen ausziehen, was bei den Diffusions- und Lösungsbedingungen, wie wir sie bei den wohlgenährten Tieren vorfinden, besonders leicht der Fall sein kann (vgl. *Dendrocoelum*).

Wie sich dies auch verhalten mag, so deuten wenigstens die Methylenblauversuche mit grosser Bestimmtheit darauf hin, *dass gewisse Stoffe einer permanenten Speicherung in den Pigmentzellen unterworfen sein können.* Wenn wir bedenken, dass das Lebensalter der Tiere in der Natur einige Monate nicht übersteigen kann, so müssen wir aus der Tatsache, dass die Pigmentzellen ca. 6 Wochen nach der Vitalfärbung eine unabgeschwächt blaue Farbe haben, den Schluss ziehen, dass der Farbstoff nicht aus dem Körper entfernt wird. Eine Exkretion von gefärbten Partikeln durch das Körperepithel (über die »wasserklaren Räume» vgl. oben) konnte nicht beobachtet werden. Ebensowenig wurden in diesem Falle Zeichen einer Farbenexkretion mit Hilfe des Wassergefässsystems beobachtet. Da sich auch das eigentliche Pigment gefärbt hatte, so geht aus den Versuchen ausserdem hervor,

dass *die Pigmentkörner selbst zu der oben genannten Kategorie von permanenten Speicherungsprodukten gehören.*

Auf der anderen Seite geht aus den Neutralrotversuchen hervor, dass nicht alle Stoffe, welche von den Pigmentzellen gebildet oder in gelöstem Zustande aus den Geweben der Umgebung aufgenommen werden, einer solchen permanenten Speicherung unterworfen sind. Ein grosser Teil dieser Stoffe wird später durch *den Darm* aufgenommen und entfernt. Auch *die Atrocyten des Wassergefässsystems* spielen aber unzweifelhaft eine gewisse Rolle hierbei. Einleitungsweise haben wir schon darauf hingewiesen, dass diese Zellen Neutralrot in Form von kleinen Tropfen speichern, deren stark violette Farbe als ein Beweis für ihre ausgeprägt saure Reaktion gedeutet werden muss. Bei Tieren, welche nach der Färbung in reines Wasser überführt wurden, kann man bald körnige Ausfällungen in den Tropfen beobachten, und solche feste Farbenpartikel treten auch zwischen den Tropfen auf. Wenn man die Atrocyten bei ungefärbten Tieren untersucht, so stösst man auf die interessante Tatsache, dass sie nicht selten kleine, lichtbrechende Körner enthalten, welche bisweilen einen kontinuierlichen Belag auf einem längeren Stücke der Kanäle bilden. Wir können daraus schliessen, dass *die Atrocyten nicht nur gewisse Vitalfarbstoffe, sondern auch normale Exkretprodukte zu speichern vermögen.* Da die Atrocyten mit den Ausläufern der Pigmentzellen in Verbindung stehen, so können die Exkretsubstanzen, welche von den Pigmentzellen aufgenommen wurden, leicht zu den Atrocyten weitertransportiert werden. Dies erklärt vielleicht auch, warum ich bei *M. lingua* niemals solche schöne und typische Exkretkristalle in den Pigmentzellen beobachtet habe wie bei *Dalyellia cuspidata*: bei der letzteren Form habe ich dagegen keine Neutralrot speichernden Wassergefässatrocyten finden können.

Die gemachten Beobachtungen machen es meiner Ansicht nach in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Atrocyten gewisse mehr oder weniger lösliche Stoffe aus den Pigmentzellen aufnehmen und diese in Vakuolen oder Endoplasmakörnern speichern. In diesen kolloidartigen Elementen werden die aufgenommenen Exkretstoffe (Harnsäure oder Derivate derselben, Calciumphosphat?) in Lösung gehalten (vgl. S. 116—17), was gegebenenfalls von Bedeutung ist, falls sie später durch das Wassergefässsystem enfernt werden. Dass letzteres wirklich der Fall ist, dürfte daraus hervorgehen, dass auch die mit Neutralrot gefärbten Hungertiere sich sogar vollständig von dem aufgenommenen Farbstoffe zu befreien vermögen.

Zusammenfassung. Als Speicherungsstellen sowohl für die Vitalfarbstoffe als auch für die Exkretstoffe im Parenchym kommen in erster Linie die Pigmentzellen in Frage. Diese enthalten ausser reinem Pigment auch gefärbte Tropfen und Konkremente von Exkretnatur; bei anderen Formen können die Exkretstoffe grosse, typische Kristalle bilden. Alle diese Exkretablagerungen färben sich intensiv mit Vitalfarbstoffen oder entstehen in Vakuolen, welche ein starkes Speicherungsvermögen für Farbstoffe besitzen. Ein Teil der Exkretablagerungen bildet permanente Depots oder wird sekundär zu Pigment umgewandelt, ein anderer Teil wird aufgenommen

und entfernt, entweder durch den Darm oder durch besondere atrocytäre Zellen mit saurer Reaktion, welche dem Wassergefässsystem angehören.

3. Gyratrix hermaphroditus (Ehrbg).

Besonders interessante und charakteristische Resultate erhält man vor allem bei der Vitalfärbung mit Neutralrot und Alizarin.

Mit *Neutralrot* (schwache Lösung einige Stunden lang) erhält man folgendes Färbungsbild.

Im Körperepithel färben sich Sekrettropfen und Granula. Die ersteren können auch bei ungefärbten Tieren beobachtet werden, wo sie helle, fettglänzende Tropfen bilden. Die kleinen Epithelkörner (< 1 µ) treten dagegen erst nach Vitalfärbung hervor; sie kommen reichlich im vorderen Teile des Körpers, ungefähr bis zur Gegend der Bursa copulatrix vor, fehlen aber im hinteren Körperende oder färben sich hier jedenfalls nicht deutlich.

Im Darm färben sich Nahrungsvakuolen, Konkremente u. s. w. stark rot. In den Schnabeldrüsen findet man oft rote Sekretkörner, desgleichen in den Drüsen, die am Übergang zwischen Pharynx und Darm einmünden, dagegen nicht in den eigentlichen Pharyngealdrüsen.

Von den Geschlechtsorganen färben sich immer die männliche Geschlechtsdrüse und die Bursa copulatrix. In den Wänden der ersteren findet man stark rote Tröpfcheneinschlüsse (bis zu 6—9 µ); bisweilen sind auch einzelne Spermien stark gefärbt. Die Bursa copulatrix färbt sich immer mehr oder weniger stark diffus rot bis violett (die Spermatophoren jedoch immer ungefärbt).

Bei der Verwendung von stärkeren Lösungen können auch andere Teile der Geschlechtsorgane Farbe annehmen, so z. B. Sekretkörner in den zur Vesicula granulorum gehörenden Körnerdrüsen; der Inhalt der Körnerdrüsenblase wird durch das gleiche Sekret bisweilen intensiv violett gefärbt. Eine feine rote Granulierung kann auch in dem Schaft des Eibehälters (des Uterus) sichtbar werden.

Der interessanteste Befund ist jedoch unzweifelhaft der, dass *in den Wänden der Wassergefässkanäle rote Tropfen* auftreten, *welche einen mehr oder weniger dichten Belag auf grossen Teilen des Wassergefässsystems bilden.* Diese Teile treten daher mit einer ausserordentlichen Schärfe hervor. T. II, Fig. 11 gibt eine Vorstellung von der Ausbildung des Tropfenbelags auf dem Wassergefässsystem der einen (der linken) Körperhälfte (von der Dorsalseite her gesehen [1]).

Was den Bau des Wassergefässsystems betrifft, so liegt darüber nur eine unvollständige und ziemlich fehlerhafte Beschreibung von Hallez (1873) vor. Teile desselben finden wir auch in Schultze's Übersichtsbild über die Organisation von *Gyratrix* in den Icones von Carus (1857) und in einer Arbeit von Sekera (1911).

Man weiss also, dass das Wassergefässsystem bei dieser Art durch zwei Röhren,

[1] Die Färbung tritt jedoch auf der Abbildung leider lange nicht so schön hervor wie in der Wirklichkeit.

eine auf der rechten und eine auf der linken Seite des Körpers gebildet wird; jede dieser Röhren besteht aus zwei im Grossen und Ganzen parallelen Schenkeln, welche sich vorne in der Schnabelgegend mit einander vereinigen und von hier einen kurzen, nach vorne verlaufenden Schnabelzweig aussenden. Der eine, in der folgenden Beschreibung als *proximaler* bezeichnete Schenkel verläuft unverzweigt zum Hinterende, wo er nach vorne umbiegt und mit einem ventralen Öffnungsporus mündet. Die Wände der Endstücke sind stark verdickt und bilden die sogen. Ampullen. Die Verzweigung des andern, *distalen* Wassergefässschenkels ist von Hallez unrichtig dargestellt worden. Wie aus meiner Abbildung hervorgeht, verläuft er bis zur Mitte des Körpers (der Pharyngealgegend) unverzweigt nach hinten. Hier gibt er einen Zweig nach vorne und einen nach hinten ab und verläuft selbst unverzweigt zur Gegend der Bursa copulatrix, wobei er sich gewöhnlich mehr oder weniger stark um den proximalen Schenkel herumwindet. Sowohl der distale Wassergefässschenkel selbst als auch seine Zweige endigen quer abgeschnitten oder mit etwas erweiterten Endstücken. Jedes derartige Endstück nimmt zwei (bis drei) feine Kapillaren auf, die sich ihrerseits mehr oder weniger regelmässig dichotomisch verzweigen, so dass schliesslich ein feines Netzwerk von Kapillaren entsteht. Nur im Hinterende sah ich diese Kapillaren mit Wimperflammen endigen.

Der Tröpfchenbelag tritt, wie die Abbildung zeigt, *an einer sehr scharf begrenzten Partie des Wassergefässsystems auf; dies ist der distale Wassergefässschenkel mit seinen Zweigen von der Einmündungsstelle des Schnabelzweiges bis zu den Endstücken. Dagegen fehlen die Neutralrottropfen konstant in den Wänden sowohl der feineren Kapillaren als auch des proximalen Wassergefässschenkels.*

Ringsum den nach hinten verlaufenden Zweig des distalen Schenkels beobachtet man eine Ansammlung von kleinen, dunkelvioletten Körnern, die wahrscheinlich Zellen mit atrocytären Eigenschaften angehören (vgl. T. II, Fig. 11, Atr.). Ich identifiziere diese Atrocyten mit zwei grossen, vakuolisierten Zellen, die ich an Schnittserien (Quer- und Horisontalschnitte) in der Höhe des Keimstockes beobachtet habe; an jeder Seite des Körpers (subepithelial) liegt eine derartige Zelle (vgl. Textf. 12 *a*; die abgebildete Zelle misst L. 21,8 μ × Br. 9,5 μ, der Kern L. 11 μ × Br. 7,2 μ).

Bei der Anwendung stärkerer Neutralrotlösungen können auch einzelne grosse (20—30 μ), verzweigte Bindegewebszellen mehr oder weniger intensiv gefärbt werden (Textf. 12 *b*). Solche Zellen finden sich ziemlich konstant sowohl an der Rüsselbasis als auch in der Gegend der Bursa copulatrix vor. Sie stehen jedoch nicht in deutlichem Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem.

Resultate, welche mit denen der Neutralrotversuche in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, werden mit *Bismarkbraun* und mit *Methylenblau* erhalten. Der letztere Farbstoff ergibt jedoch lange keine so kräftige Färbung des Wassergefässsystems, wozu noch kommt, dass gefärbte Tropfen überall in den Geweben auftreten. *Brillantkresylblau* und *Nilblau* scheinen vom Wassergefässsystem überhaupt nicht aufgenommen zu werden. Der erstere Farbstoff färbt übrigens ungefähr die gleichen Elemente wie Methylenblau. Nilblau dagegen wird nach kurzer

Zeit überall in den Geweben (Testikel, Darm, Parenchym u. s. w.) in Form von langen Kristallnadeln oder von Kristallaggregaten ausgefällt. Dieselbe Kristallbildungstendenz ist übrigens für das Nilblausulphat und -Chlorhydrat, charakteristisch (vgl. Fischel 1910, S. 596).

Wie es scheint, ergeben Neutralrot und Nilblau ganz verschiedene Resultate. Beide werden wohl mit grösster Leichtigkeit aufgenommen und kommen anfangs diffus im Körper verteilt vor. Neutralrot wird indessen später in Zellen gespeichert, die eine spezifische Affinität zu diesem Farbstoffe haben. Gegenüber Nilblau zeigen dagegen alle Zellen ein ungefähr gleich starkes Speicherungsvermögen; es kann daher dieser Farbstoff in allen Teilen des Körpers ausgefällt werden. Andere Vitalfarbstoffe stehen mit ihren Wirkungen an der Grenze zwischen den beiden eben genannten.

Eine besondere Stellung unter den Vitalfarbstoffen nimmt das *Alizarin* ein. Wenn man die Tiere in einer Alizarinlösung verweilen lässt, so findet man nach kurzer Zeit (schon nach einer Stunde) *die beiden Wassergefässampullen intensiv dunkelviolett gefärbt* (Textf. 12, *c—d*). Dagegen wird der Farbstoff nicht in andere Teile des Wassergefässystems oder von anderen Organen aufgenommen [1]. Höchst auffallend ist es auch, dass die Wassergefässampullen — und nur diese — in der Regel grosse Mengen von grösseren oder kleineren, einfachen und zusammengesetzten, stark lichtbrechenden Konkrementen enthalten (Textf. 12 *e*).

Welche exkretionsphysiologischen Schlüsse können im Anschluss an diese kurzgefasste Übersicht über die Resultate der Färbungsversuche gezogen werden? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zuerst die Voraussetzungen für die erhaltenen Resultate näher untersuchen.

Wenn man die Entstehung der grossen, roten Tropfen oder der Vakuolen in den Wassergefässwänden während der Färbung mit Neutralrot studiert, so findet man folgendes. Nachdem die Tiere sich nach kurzer Zeit diffus gefärbt haben, treten in den Wassergefässwänden kleine, anfangs schwach gefärbte Tropfen auf. Diese nehmen rasch an Grösse zu und bekommen gleichzeitig eine mehr dunkelrote Farbe. Die Volumszunahme scheint hauptsächlich durch direktes Wachstum, teilweise aber auch durch Verschmelzung mehrerer kleinerer Tropfen zu grösseren zu erfolgen. Schliesslich beobachtet man in einer Anzahl Vakuolen Ausfällungen in Form von kleinen, dunklen Farbenkörnern. Gewöhnlich geht der Durchmesser der Tropfen nicht über 3—4 μ hinaus; eine Erhöhung der Konzentration der Farbe in der Lösung führt jedoch oft zu einer entsprechenden Vergrösserung der Farbblasen (bis zu 10—15 μ), die dabei teilweise zu grossen, unregelmässigen Klumpen zusammenschmelzen, welche die Wassergefässe vollkommen überdecken können.

Beobachtungen von ganz der gleichen Art machte Nirenstein (1920) bei *Paramaecium*. Er fand z. B., dass gewisse kortikal gelegene Granula bei der Aufnahme von Vitalfarbstoffen — vor allem von Neutralrot — sehr stark an Grösse zunehmen

[1] Über die Färbung des Pharyngealdrüsensekretes siehe S. 56.

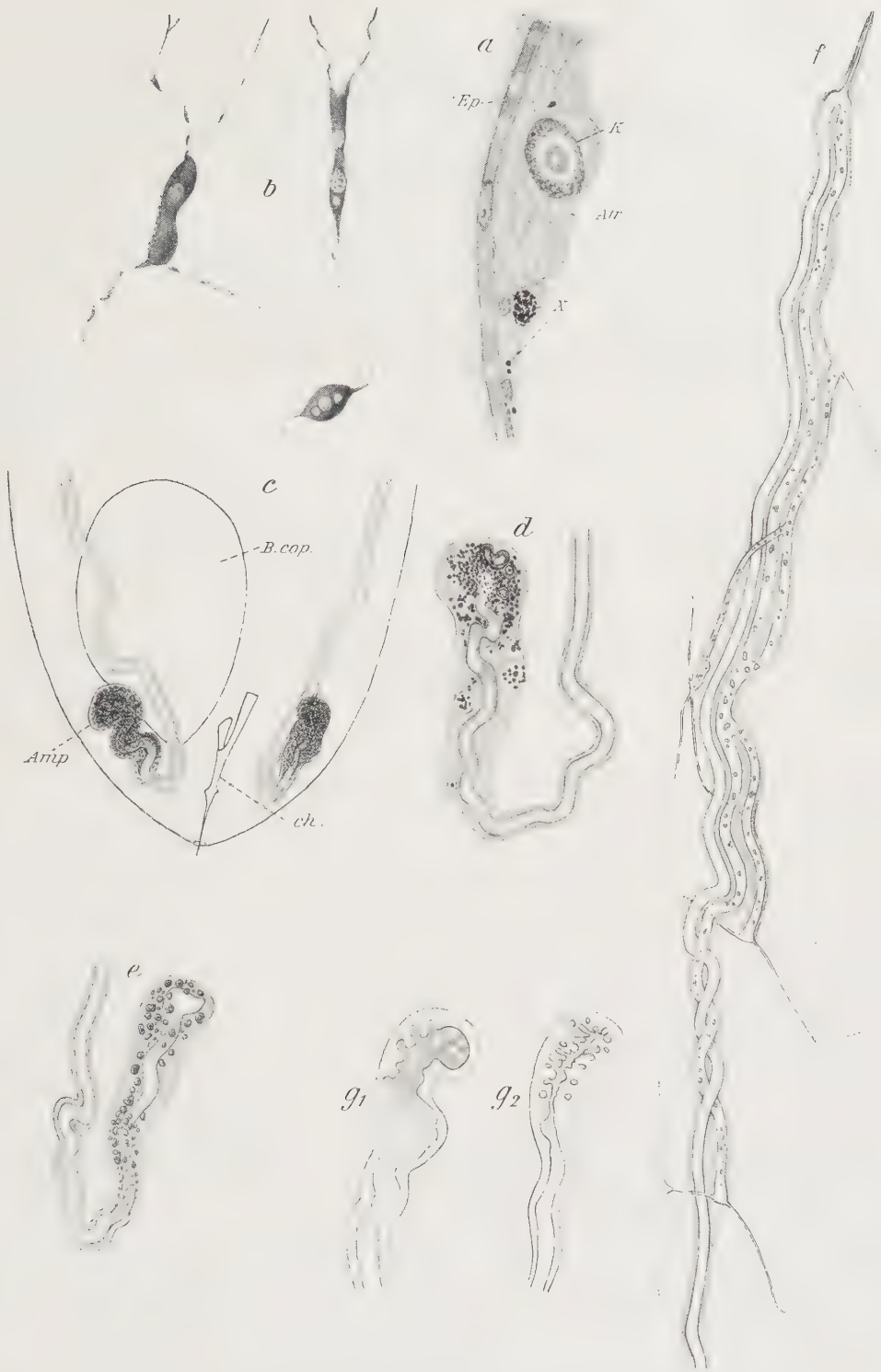


Fig. 12.

Gyratrix hermaphroditus. *a:* Atrocyt (*Atr.*) nach vitaler Methylenblaufärbung (*Ep.* = Epithel, *K* = Kern, *X* = Methylenblaugranula). Querschnitt $^{1250}/_{1}$. — *b:* Bindegewebszellen nach Neutralrotfärbung. — *c:* Hinterende des Körpers nach Alizarinfärbung (*Amp.* = Wassergefässampulle, *B. cop.* = Bursa copulatrix, *Ch.* = Chitinrohr des männlichen Kopulationsapparates). — *d:* Ampulle nach Alizarinfärbung (stärker vergrössert). — *e:* Dto. mit Konkrementen. — *f:* Wassergefässsystem mit Konkrementen. — g_1—g_2: Pulsation der Ampulle?

und »schliesslich unter Vorbauchung der Pellicula über das Niveau der Zelloberfläche hervorragen und gelegentlich abfallen» (S. 255). Tatsächlich sieht man in den Wassergefässwänden von *Gyratrix* oft kleine, fettglänzende Körner. Nicht selten habe ich auch Vakuolen in den Wassergefässwänden beobachtet. Bei einem Tiere kamen diese in ausserordentlich grosser Zahl vor und bildeten einen kontinuierlichen Belag auf den Kanälen; die meisten Vakuolen hatten einen Durchmesser von ca. 3—4 μ; sie gehörten also in die gleiche Grössenordnung wie die gefärbten Tropfen nach der Behandlung mit Neutralrot. Bei einer anderen Gelegenheit wurden ähnliche wasserhelle Vakuolen beobachtet, deren Durchmesser bis zu 15 μ betrug. Die Vakuolen nehmen ebenso wie die Plasmakörner Neutralrot auf und färben sich damit intensiv rot. *Sowohl die Plasmakörner als auch die Vakuolen wurden nur in den Teilen des Wassergefässystems beobachtet, welche Neutralrot aufnehmen.*

Es kann also nicht bezweifelt werden, dass *die besondere Fähigkeit Neutralrot und Bismarkbraun zu speichern, welche einen Teil des Wassergefässystems bei Gyratrix auszeichnet, mit dem Vorkommen besonderer, die Farben speichernder Plasmakörner in diesem Teile zusammenhängt.* Die Beobachtungen zeigen indessen, dass diese Elemente *auch ohne Einwirkung von Vitalfarbstoffen* — bei besonderen physiologischen Zuständen — *ebensolchen Veränderungen unterworfen sein können wie bei der Speicherung z. B. von Neutralrot.*

Die gleichen Verhältnisse wurden in der Tat bei *Paramaecium* gefunden. In konzentrierten *Paramaecium*-Kulturen beobachtete nämlich Nirenstein (l. c.) eine kolossale Vergrösserung der in kleinsten Vakuolen eingeschlossenen Endoplasmakörnchen die dabei zu grossen, fettähnlichen Kugeln anschwollen. Er nimmt an, dass dies mit der Ansammlung von gelösten Exkretionsprodukten in dem Wasser in Zusammenhang stünde, in dem die Tiere lebten. Ich habe untersucht, ob das Gleiche auch bei *Gyratrix* beobachtet werden kann, indem ich die Tiere in Harnstofflösungen von verschiedener Konzentration (0,01—2,5 %) hielt. Im Grossen und Ganzen wurden jedoch nur negative Resultate erhalten (in einer Gruppe von 3 Tieren fanden sich jedoch nach 24 Stunden Massen von Vakuolen in den Wänden der Wassergefässe vor; nachdem die Tiere in reines Wasser überführt worden waren, verschwanden die Vakuolen im Laufe von einigen Stunden). Ich habe auch versucht Vakuolenbildung dadurch hervorzurufen, dass ich die Tiere in Wasser hielt, welches Kochsalz, Natriumsulphat oder andere Stoffe enthielt, welche bei Vertebraten als Diuretica wirken und dazu führen, dass »feine Tröpfchen bis grosse, scharf konturierte, farblose Blasen» in den Epithelzellen der Tubuli contorti auftreten (Höber 1914, S. 651). Auch diese Versuche missglückten.

Eigentlich sagen uns jedoch derartige negative Resultate nichts. Wir wissen ja nicht einmal, ob die betr. kristalloiden Stoffe wirklich ohne Konzentrationsveränderungen den Darm und das Körperepithel passieren. Auch wenn dies vorausgesetzt würde, ist damit noch nicht gesagt, dass sie in den inneren Geweben in gleicher Weise gespeichert werden wie das Neutralrot — im Gegenteil; es ist wohl wahrscheinlich, dass sie relat. rasch ausgeschieden werden.

Dass die färbbaren Blasen in den Wassergefässwänden wirklich gelöste, aber fällbare Exkretstoffe enthalten geht jedoch aus folgenden Beobachtungen hervor. Eine Anzahl grosser *Gyratrix*-exempl. war bei einer Gelegenheit (3./VI. 1920) in reines Wasser überführt worden. Am folgenden Tage wurde bei der grossen Mehrzahl eine grössere oder geringere Menge kleiner, stark lichtbrechender Konkremente im Lumen der Wassergefässe beobachtet (Textf. 12, *f*). *Diese festen Partikel fanden sich nur in den mit Vitalfarbstoffen färbbaren Teilen des Wassergefässsystems vor* [1]). Bei Exempl., die in Wasser von dem gleichen See verwahrt wurden, dem die Tiere ursprünglich entnommen worden waren, wurden dagegen keine Konkremente beobachtet. Die gleichen Beobachtungen wurden während der folgenden Tage gemacht; sobald die Tiere aus dem Seewasser in Leitungswasser überführt wurden, traten sogleich mehr oder weniger zahlreiche Konkremente im Wassergefässsysteme auf. Dies geschah auch, wenn den Versuchskulturen reichlich Nahrungsorganismen zugesetzt wurden. Ich glaubte einen gewissen Zusammenhang zwischen den Konkrementen in den Wassergefässen und in den Ampullen beobachten zu können. Sobald die ersteren auftraten, nahmen die letzteren in der Regel ab oder verschwanden. Man könnte dies so deuten, dass die Stoffe, aus denen die Ampullenkonkremente gebildet werden, statt dessen durch den distalen Wassergefässschenkel der Versuchstiere ausgeschieden werden. Ich konnte übrigens konstatieren, dass sich die Wassergefässkonkremente Säuren und Alkalien gegenüber ebenso verhielten wie die Ampullenkonkremente, mit denen sie auch ihrem Aussehen nach übereinstimmten. Bei einigen Gelegenheiten habe ich beobachtet, dass Methylenblau, welches normalerweise durch den distalen Schenkel ausgeschieden wird, die Endampullen mehr oder weniger intensiv gefärbt hatte. Daraus ergibt sich, dass die Ausscheidung eines und desselben Stoffes wirklich auf beiden Wegen vor sich gehen kann.

Eigentümlich genug gelang es mir bei späteren wiederholten Versuchen nicht, die Bildung von Konkrementen in den Kanälen zu beobachten. Es bleibt somit die Frage offen, ob man dieses Verhalten mit der Jahreszeit (Frühling) in Zusammenhang bringen darf, in der die oben mitgeteilten Beobachtungen gemacht worden waren. Man könnte möglicherweise daran denken, dass die Exkretionsverhältnisse während dieser Zeit labiler sind als sonst. Ich habe versucht die Bildung von Konkrementen auf experimentellem Wege hervorzurufen, indem ich dem Wasser kleine Mengen gelöster Stoffe zusetzte, welche möglicherweise die Konkrementbildung begünstigen könnten (z. B. Soda, saures Calciumkarbonat u. s. w.); diese Versuche führten jedoch zu keinem Resultate. Aus den schon angegebenen Gründen müssen jedoch alle derartigen Versuche den Exkretionsverlauf zu beeinflussen von vornherein als ziemlich aussichtslos betrachtet werden. Ich bin vielmehr

[1] Der letztere Umstand kann eigentümlich erscheinen, da man ja erwarten sollte, dass die Konkremente — auf Grund des Flüssigkeitsstroms in den Kanälen — auch in dem proximalen Wassergefässschenkel hätten vorhanden sein sollen. Wahrscheinlich verlassen jedoch die Sekrettropfen, in denen, wie man sich denken muss, die konkrementbildenden Stoffe gelöst sind, das Kanalepithel nicht unmittelbar sondern bleiben zuerst an den Wänden der Kanäle festgeklebt.

der Ansicht, dass die Entstehung von Konkrementen eher mit einer Reaktionsänderung in der Wassergefässflüssigkeit oder mit einer aus irgendeinem Grunde gesteigerten Sekretionswirksamkeit in Zusammenhang gebracht werden muss als mit einer zufälligen Umlegung des allgemeinen Charakters der Sekretion. Auch die mit Vitalfarbstoffen färbbaren Darmvakuolen enthalten ja Stoffe, welche bei Überschreitung der maximalen Lösungskonzentration ausgefällt werden können.

Welche Rolle die früher beschriebenen Wassergefässatrocyten (*Atr.* auf T. II, Fig. 11) spielen, darüber gelang es mir nicht zu völliger Klarheit zu kommen. Sie enthalten äusserst kleine Körner oder Vakuolen, die sich mit Neutralrot intensiv violett färben (vgl. *Mesostoma lingua*). Es ist daher wahrscheinlich, dass sie Exkretstoffe in stärker saurer Lösung abgeben, als dies in den übrigen Teilen des Wassergefässsystems der Fall ist. Möglicherweise trägt dies dazu bei eine Ausfällung der gelösten Exkretprodukte zu verhindern. Es ist auffallend, dass die Atrocyten verhältnismässig spät entfärbt werden, erst nachdem der rote Tropfenbelag auf den Kanälen verschwunden ist.

Wenn man mit Neutralrot gefärbte Tiere in reines Wasser überführt, so findet man, dass sie schon nach einem oder nach ein paar Tagen entfärbt sind (siehe die Tabelle VIII); *Hungertiere verhalten sich dabei ebenso wie Tiere in Nahrungskulturen.* Die Geschwindigkeit, mit der die Entfärbung eintritt, beruht jedoch in hohem Grade auf der Dosierung der Farbe; auch stärker gefärbte Tiere vermögen sich indessen im Laufe von einigen Tagen oder von einer Woche von dem Farbstoff zu befreien, wenn nicht die Färbung so stark war, dass die Tiere offenbar durch dieselbe geschädigt wurden.

Ein Vergleich zwischen mit Neutralrot und mit Nilblau gefärbten Tieren ist in dieser Hinsicht von Interesse. Da die Wassergefässkörner und -vakuolen Nilblau nicht aufzunehmen scheinen (vgl. das früher Gesagte), so hat man das Recht zu erwarten, dass dieser Farbstoff nur äusserst langsam oder überhaupt nicht ausgeschieden wird. Dies ist auch der Fall. Selbst nach sehr schwachen Färbungen beobachtet man keine Ausscheidung von Farbstoff. Derselbe wird statt dessen in Form von Kristallnadeln in den Geweben (sogar im Epithel) ausgeschieden. Allerdings scheint bei Tieren, welche unter guten Ernährungsverhältnissen stehen, eine Ausscheidung von Farbstoff durch den Darm stattzufinden, aber diese führt niemals zu einer vollständigen Entfärbung.

Wir haben gehört, dass Alizarin die Endampullen der Wassergefässe, aber keine anderen Teile des Wassergefässsystems färbt. Wenn man die gefärbten Tiere in reines Wasser überführt, so kann man schon nach einigen Stunden ein deutliches Abblassen beobachten; die Färbung ist nun mehr körnig, nicht diffus. Nach 24 Stunden kann man finden, dass sämtliche Tiere vollkommen entfärbt sind; in anderen Fällen findet man, dass nur die eine Endampulle weiterhin blau ist. Nach 48 Stunden wiesen unter 12 Tieren nur 3 schwache Spuren einer Färbung auf.

Versuchsserie I: *Neutralrottiere:* (Eine grössere Anzahl von Tieren wurde ca. 2 Stunden lang gefärbt, bis sie diffus gefärbt waren, aber kein deutlicher Wassergefässbelag zu Stande gekommen war; die Bursa copulatrix, der Darm und das Epithel jedoch etwas stärker gefärbt; die Wassergefässatrocyten mit violetten Körnern. Darauf in reines Wasser. Hunger.).

„ II: *Nilblautiere* (einige Stunden in einer schwachen Lösung bis zur diffusen Färbung; darauf in reines Wasser. Hunger.).

TAB. VIII.

Nach	I
2 St.	Ungefähr wie früher.
6 St.	Wassergefässbelag bedeutend stärker; in den Tropfen kleine dunklere Körner.
9 St.	Wie früher.
24 St.	Makroskop. farblos. Wassergefässsystem ungefärbt (Atrocyten jedoch schw. gefärbt); Darm und Testikel weiterhin gefärbt.
2 Tagen:	2 Exempl. mit schw. gefärbtem Darm und Testikel; bei den übrigen untersuchten Exempl. entweder nur der Darm (2 Ex.) oder nur der Testikel (2 Exempl.) gefärbt.
4 Tagen:	*Vollständig entfärbt* (von 10 untersuchten Exempl. nur 1 Exempl. mit einem roten Tropfen im Testikelsack).

Nach	II	
2 St.	Wie früher; Testikel und Darm etwas stärker gefärbt; Wassergefässe ungefärbt.	
8 St.	Färbung mehr tropfenförmig, einzelne Kristallnadeln. Sonst wie früher.	
24 St.	Makroskop. weiterhin deutlich blau. Der Farbstoff zum grösseren Teile in Form von Kristallnadeln ausgefällt, die überall verstreut sind.	
4 Tagen:	Makroskop. ungefärbt; überall jedoch ausgefällte Farbnadeln (sogar im Körperepithel).	
	Das Material wurde in eine Nahrungskultur (A) und eine Hungerkultur (B) eingeteilt.	
Nach	A	B
6 Tagen:	Ungefähr wie früher (der Darm jedoch oft etw. grün gefärbt.	Wie früher (Darm nicht gefärbt).
7 Tagen:	Wie früher (unbedeutende Verringerung der Farbnadeln?).	Wie früher.
12 Tagen:	Wie früher (2 Exempl. übrig).	Alle Tiere tot.

Wie schon früher hervorgehoben wurde (S. 142), gewinnen die Alizarinversuche dadurch ein besonderes Interesse, dass die verdickten Wände der Endampullen in der Regel Massen von Konkrementen enthalten. Auch die angrenzenden Teile des proximalen Schenkels können jedoch bisweilen einen mehr oder weniger dichten Belag von feineren Exkretkörnern aufweisen. Es ist klar, dass diese Körner keine permanenten Ablagerungen darstellen können, sondern dass sie ebenso wie die Ali

zarinkörner früher oder später entfernt werden. Nicht selten habe ich auch beobachtet, dass die Körner bei Tieren, welche zwecks weiterer Untersuchung z. B. am Abend isoliert worden waren, schon am folgenden Morgen verschwunden waren. In chemischer Hinsicht scheinen die Ampullenkonkremente mit den Konkrementen der Darmvakuolen verwandt zu sein. Sie sind z. B. in Säuren (auch in verdünnten und schwachen, z. B. Essigsäure) leicht, dagegen in Alkalien (sogar in verdünnter NaOH) schwer löslich. Dass sich die fertig ausgebildeten Konkremente mit Alizarin färben habe ich wohl nicht gesehen; dagegen können sich die kleinen Alizarinkörner zu grösseren Klumpen vereinigen, die an Konkremente erinnern. Dieser Aggregationsprozess geht in Vakuolen vor sich, die oft eine recht bedeutende Grösse erreichen (vgl. Textfig. 12 *d*).

Die dunkelblaue Farbe der Alizarinkörner deutet darauf hin, dass sie aus einem Farbensalz bestehen. Die im Folgenden beschriebene Beobachtung zeigt auch, dass in den Ampullen die Bildung eines Farbensalzes stattfinden muss. Wenn man die Alizarinlösung mit Sodalösung deutlich alkalisch macht (für Lackmus), so tritt keine Färbung der Ampullen ein. Setzt man dagegen Spuren von HCl zu, bis die Lösung fast farblos geworden ist (neutral für Lackmus), so werden sie nach kurzer Zeit dunkelblau. Im ersteren Falle ist in der Lösung nur das Farbsalz

$$C_6H_4(CO)_2 \,.\, C_6H_2(ONa)_2$$

und dessen Jonen enthalten, im letzteren Falle sind Alizarinmoleküle

$$C_6H_4(CO)_2 \,.\, C_6H_2(OH)_2$$

vorhanden. Die letzteren treten wahrscheinlich mit gewissen gelösten Stoffen in den Ampullen in Verbindung, wobei Farbsalze gebildet und ausgefällt werden. Wir können uns vorstellen, dass die Ampullen ein als Abfallsschlacke gebildetes lösliches Ca-Salz, z. B. (saures) Kalziumkarbonat enthalten[1]. Die Reaktion könnte dann folgendermassen vor sich gehen:

$$C_6H_4(CO)_2 \,.\, C_6H_2\begin{matrix}OH\\OH\end{matrix} + Ca(HCO_3)_2 = C_6H_4(CO)_2 \,.\, C_6H_2\begin{matrix}O\\O\end{matrix}\!\!>\!Ca + \underbrace{2H_2CO_3}_{2H_2O + 2CO_2}.$$

Auch eine gewöhnliche, schwach violette wässrige Lösung (für Lackmus nicht alkalisch) enthält neben dem Farbsalz genügend freie Alizarinmoleküle, um eine

[1] Man könnte sich denken, dass dieses Calciumsalz in analoger Weise gebildet wird wie das saure Natriumkarbonat im Blute, d. h. durch Umsetzung zwischen der als Verbrennungsprodukt in den Geweben entstandenen Kohlensäure und einem Ca-Globulin: Ca-Globulin $+ 2H_2CO_3 =$ H-Globulin $+ Ca(HCO_3)_2$. Das Ca-Salz dürfte teilweise direkt von den Ampullen ausgeschieden, teilweise unter Abgabe von CO_2 gespalten werden ($Ca(HCO_3)_2 = CaCO_3 + H_2O + CO_2$), wobei das unlösliche Karbonat in Form von Konkrementen ausgefällt wird. Bei Überschuss an CO_2 in den Wänden der Ampullen könnten die Konkremente wieder gelöst und ausgeschieden werden (vgl. oben). Vielleicht darf man annehmen, dass die Konkremente auch geringe Mengen eines Phosphates (sekundäres oder tertiäres) enthalten. Auch unter dieser Voraussetzung ist die Bildung der Konkremente und des erwähnten Farbsalzes erklärlich. Das leichtlösliche primäre Phosphat $CaH_4(PO_4)_2$ und das saure Karbonat reagieren, wie man im Reagenzglasversuche findet, langsam mit einander, unter Ausfällung des schwerlöslichen sekundären oder tertiären Phosphates.

Reaktion zu ermöglichen. In einer deutlich alkalischen Lösung ist dies dagegen nicht der Fall und das in der Wasserlösung vorhandene Farbsalz würde nur unter der Voraussetzung einer darauf gerichteten aktiven Konzentrationsarbeit in den Ampullen diese sichtbar färben können. Die Bedingung dafür, dass Farbsalze gebildet und ausgefällt werden, ist offenbar die, dass die Ampullen keine stark sauer reagierenden Stoffe enthalten. Auch die Konkrementbildung setzt dies voraus (beachte die leichte Löslichkeit der Konkremente in Säuren).

Zusammenfassung: Die Auffassung, zu der wir hinsichtlich des exkretorischen Mechanismus bei *Gyratrix* kommen, ist also folgende:

Der Darm spielt zweifellos auch bei dieser Form als Exkretionsorgan eine gewisse Rolle; dies geht sowohl aus seinen normalen exkretorischen Konkrementablagerungen als auch aus seinen atrocytären Eigenschaften hervor.

Von weit grösserer Bedeutung für die Exkretion ist indessen *das Wassergefässsystem.* Dieses ermöglicht einen rascheren und vollständigeren Transport der Abfallsschlacken als er mittels der Darmexkretion allein möglich wäre. Dafür ist u. a. das Resultat der Experimente mit Vitalfarbstoffen charakteristisch, dass Hungertiere ebenso rasch entfärbt werden als gefütterte Tiere.

In physiologischer Hinsicht kann man drei Teile des Wassergefässsystems unterscheiden: zwei aktiv exkretorische Partien und einen nicht aktiv exkretorischen Teil. Diese Partien sind auch in histologischer Hinsicht verschieden.

Der eine aktive Teil entspricht dem distalen Wassergefässchenkel mit seinen Zweigen von der Übergangsstelle in den proximalen Schenkel bis zu den Mündungsstellen der feineren Kapillaren. Hier werden wahrscheinlich vor allem Stoffe aufgenommen und ausgeschieden, welche in Wasser schwerlöslich, in *sauren hydrophilen* Kolloiden aber leicht löslich sind (z. B. Harnsäure; vgl. S. 116—17). Die Wassergefässwände sind deutlich verdickt und enthalten schwellbare Körner und Vakuolen. Mit dieser Partie stehen Atrocyten in Zusammenhang, deren (saures) Sekret möglicherweise dazu beiträgt, die abgeschiedenen Stoffe in Lösung zu erhalten.

Den zweiten aktiven Teil stellen die Endampullen dar. Diese speichern Exkretstoffe bei *neutraler* oder *alkalischer* Reaktion auf und scheiden sie — teilweise unter Ausfällung — ab. Die Wände der Ampullen sind stark verdickt und enthalten Konkremente und Vakuolen, aber keine saure Kolloidkörper.

Die Frage, ob ganz verschiedene oder wenigstens teilweise gleichartige Stoffe von den beiden aktiv exkretorischen Teilen ausgeschieden werden, ist gegebenen Falls schwer zu beantworten. Dass gleichartige Stoffe abgesondert werden können, dürfte jedoch einerseits aus den Methylenblauversuchen, andererseits daraus hervorgehen, dass man bisweilen in dem distalen Schenkel Konkremente antreffen kann, welche, was ihr Aussehen und ihre Lösungsverhältnisse betrifft, mit den in den Wänden der Endampullen vorkommenden Konkrementen übereinstimmen. Andererseits kann das so vollkommen verschiedene Verhalten zu Neutralrot und Alizarin kaum anders gedeutet werden als dass jeder der beiden exkretorischen Teile daneben sein spezifisches Exkret speichert und ausscheidet.

In dem übrigen Teile des Wassergefässystems kann keine aktiv exkretorische Tätigkeit nachgewiesen werden; die Wassergefässwände sind hier nicht verdickt und enthalten niemals Körner oder Vakuolen. Hierher gehören einerseits die feinen Kapillaren, andererseits der proximale Wassergefässchenkel (mit Ausnahme der Endampullen) und der von diesem ausgehende Rüsselzweig. Von diesen Teilen haben die Kapillaren wahrscheinlich die Aufgabe die Vehikelflüssigkeit zu liefern, und der proximale Schenkel soll daneben als Ablaufrohr für die in der vorausgehenden Partie ausgeschiedenen Exkretionsprodukte dienen.

4. Acrorhynchus caledonicus (Clap.). Polycystis nägelii Köll. Phonorhynchus helgolandicus (Metsch.).

Im Vorhergehenden wurde schon *ein* wichtiges Resultat der Vitalfärbungsversuche mit *Acrorhynchus caledonicus* berührt: das Hervortreten von vier kreuzweis angeordneten grossen Drüsenzellen im Pharynx (vgl. Teil I, S. 59).

Ebenso wie bei den früher behandelten Arten finden wir auch hier bei Vitalfärbung zahlreiche gefärbte Tropfen überall in den Geweben. Ausserdem aber beobachtet man eine sehr auffallende Färbung gewisser Elemente, die dem Wassergefässystem angehören.

Wir müssen eine kurze Beschreibung des Wassergefässystems von *Acrorhynchus* vorausschicken.

Wie im allgemeinen bei marinen Formen, ist es auch hier sehr schwer eine vollständige Übersicht über dasselbe zu erhalten; man kann jedoch wenigstens Teile davon leicht beobachten. Nach v. Graff (1907, S. 2146) soll es ebenso wie bei *Gyratrix* gebaut sein. Dies ist indessen nicht der Fall. In Textfig. 13 *a* habe ich versucht den Verlauf der Wassergefässkanäle bei einem jungen, in T. II, Fig. 12 bei einem älteren Tiere wiederzugeben. Man findet an jeder Körperseite einen längsverlaufenden, relat. dicken Hauptstamm. In gleicher Höhe mit dem Pharynx gibt dieser einen nach innen und hinten gerichteten Arm ab, der an der Ventralseite, kaudolateral vom Pharynx zu münden scheint; der Mündungsporus selbst ist jedoch äusserst schwer zu sehen. Unmittelbar vor dem Endporus (?) gehen einige kleinere Zweige nach vorne und nach hinten ab. Der Hauptstamm empfängt drei Gruppen von feinen Kapillaren (vgl. T. II). In seinem vordersten Teil nimmt er einige Kapillaren von der Rüsselgegend (rostrale Gruppe) auf. Kurz darauf mündet eine Gruppe von Kapillaren ein, deren Verzweigungsgebiet ungefähr die Gegend zwischen dem Rüssel und dem Pharynx umfasst (medio-rostrale Gruppe). Von dem Hinterende des Hauptstammes strahlen schliesslich 4—5 Kanäle aus, deren Verzweigungen hauptsächlich die mittleren und die hinteren Teile des Körpers durchziehen (medio-kaudale Gruppe). Der Hauptstamm teilt sich in seinem vorderen Teile in zwei Primärzweige; der eine von diesen stellt das Sammelrohr für die rostrale, der andere das für die medio-rostrale Gruppe dar. Die Kapillaren scheinen in der Regel ohne Flimmerorgane zu endigen. Mir selbst ist es nicht gelungen solche Organe zu be-

Fig. 13. *a—d: Acrorhynchus caledonicus.* — *a:* Gefässystem eines jungen (nicht vital gefärbten) Tieres (*P.* Porus des Wassergefässystem?). — *b:* Teil eines Querschnittes in der Höhe der Augen mit zwei Atrocyten (Atr.). *D.* Darm mit Nahrungskörpern. *X.* Methylenblaugranula. $^{600}/_{1}$. — *c:* Dt:o., in der Höhe der Keimdrüse mit einer Atrocyte (*Atr.*); *X.* Methylenblaugranula. $^{900}/_{1}$. — *d:* Atrocytenzweige mit Neutralrotkörnern (*X.*) und lichtbrechenden Inhaltskörpern (*K.*). — *e: Polycystis nägelii* (Brillantkresylblau) *Atr.* Atrocyten des Wassergefässystems, *Atr.*$_1$ gefärbte Drüse, *K. Dr.* Kreuzdrüsen des Pharynx.

obachten; v. Graff (1905 b, S. 122) gibt jedoch an, sie »in der Gegend der Hoden» gesehen zu haben.

Bei Anwendung hinreichend starker Vergrösserungen beobachtet man eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit hinsichtlich des Hauptstammes. Es zeigt sich nämlich, dass dieser in sehr dicht an einander gedrückten Windungen oder Spiralen verlauft (auf T. II angedeutet); dieser Verlauf wird auch von den genannten Primärzweigen beibehalten. Dort, wo diese letzteren in Kapillaren übergehen, hören indessen die Windungen auf. Die Kapillaren haben immer einen mehr geraden Verlauf. Der stark gewundene Verlauf trägt dazu bei, dass der Hauptstamm bedeutend dicker aussieht als die von ihm ausgehenden Kanäle[1]; die Grenze zwischen diesen Teilen des Wassergefässsystems ist eine scharfe.

Bei Färbung mit Neutralrot erscheinen längs des Hauptstammes mehr oder weniger zahlreiche, dunkelrote Tropfen, welche bisweilen eine bedeutende Grösse erreichen. Sie bilden jedoch keineswegs einen so kontinuierlichen Belag auf den Kanälen wie bei *Gyratrix*. Untersuchen wir die vom Hauptstamme ausgehenden schmäleren Kanäle, so können wir in den dünnen, hyalinen Wänden derselben keine roten Tropfen mehr finden. Statt dessen beobachten wir, dass die Kapillaren von stark gefärbten Streifen begleitet werden. Bei näherer Untersuchung dieser Streifen finden wir, dass sie von intensiv gefärbten, drüsenartigen Zellen oder Zellansammlungen ausstrahlen oder mit diesen in Zusammenhang zu stehen scheinen. Diese Zellen liegen an den basalen Wurzeln der eben genannten Kapillargruppen. Die erste Gruppe von Atrocyten (*Atr.*$_1$ auf T. II) liegt an der Basis jeder der beiden rostralen Kapillargruppen, die zweite (*Atr.*$_2$) an der Basis der medio-rostralen und die dritte an der Basis der medio-kaudalen Kapillargruppe. Die letztere Atrocytengruppe ist weit grösser (bis zu ca. 50 μ) als die beiden vorderen Atrocytenansammlungen (bis zu ca. 40 μ breit). Wo die Wassergefässkanäle feinere Zweige abgehen, dort finden wir, dass die Atrocytenstreifen sich aufteilen, so dass jede Wassergefässkapillare immer von einem Atrocytenstreifen gefolgt ist. Die gefärbten Streifen sind entweder mehr oder weniger stark verdickt oder sie verschmälern sich zu fadendünnen Strängen. In den spindel- oder kommaförmigen plasmatischen Verdickungen beobachtet man bei starker Vergrösserung oft kleinste, intensiv dunkelrote Körner, bisweilen auch einen grösseren lichtbrechenden, ungefärbten, festen Körper. Bei der Nekrose der Gewebe ziehen sich die Protoplasmaverdickungen oft zusammen und werden mehr oder weniger kugelrund (Textf. 13 *d*).

Die Ähnlichkeit zwischen dem atrocytären Netz bei *Acrorhynchus* und den feinen Ausläufern der auf Textf. 12 *b* dargestellten Mesenchymzellen bei *Gyratrix* ist in der Tat auffällig. Auch die letzteren zeigten ja atrocytäre Eigenschaften, wenn auch lange nicht so ausgeprägt wie bei den Wassergefässatrocyten von *Acrorhynchus*, von welchen sie auch darin abweichen, dass sie in keiner näheren Beziehung zum Wassergefässsystem stehen.

[1] In der Abb. T. II allerdings ziemlich übertrieben dick dargestellt! (Vgl. Textfig. 13 *a*.)

Man könnte versucht sein das ganze gefärbte Streifennetz bei *Acrorhynchus* als ausschliesslich von den Ausläufern der an den Kapillarwurzeln liegenden Atrocyten (*Atr.* $_{1-3}$) gebildet aufzufassen. Bei näherem Vergleich mit Schnittpräparaten finde ich jedoch einzelne Atrocytenkerne auch an den feineren Kapillaren (vgl. Textf. 13 *c*). Das gefärbte Streifennetz scheint also hauptsächlich von den verzweigten Ausläufern der an den Kapillarwurzeln liegenden Atrocyten, zugleich aber von einzelnen Atrocyten an den Fortsetzungen der Kapillaren gebildet zu sein. Vielleicht entsprechen die Kerne dieser Atrocyten den lichtbrechenden Körpern, welche am Quetschpräparat in den gröberen Verdickungen des gefärbten Streifennetzes hervortreten (vgl. oben).

Ähnliche Färbungsresultate habe ich mit Brillantkresylblau erhalten. Die Atrocyten färben sich intensiv violett. Dagegen tritt der Tropfenbelag auf dem Hauptstamme selten so stark hervor wie bei der Neutralrotfärbung (vgl. *Gyratrix*). Das Färbungsbild ist klarer, da man nicht durch die Menge gefärbter Granula im Epithel und in anderen Geweben gestört wird, die unausweichlich mit allen Neutralrotfärbungen verbunden sind. Brillantkresylblau wird ausserdem mit Leichtigkeit auch bei stärkeren Konzentrationen vertragen. Ich habe mich daher bei meinen Untersuchungen hauptsächlich dieses Farbstoffes bedient.

Mit anderen Farbstoffen habe ich wechselnde Resultate erhalten. Bei Färbungen mit Methylenblau habe ich einigemal sehr deutliche blaue Tropfenbeläge auf den Hauptstämmen der Wassergefässe beobachtet. Nilblau wird ebenso wie bei *Gyratrix* in Form von langen Kristallnadeln ausgefällt (besonders im Vorderende), aber nicht vom Wassergefässsystem aufgenommen. Alizarin färbt das Schleimsekret im Pharynx (wie bei *Gyratrix*), die Rüsselscheide und den Penis; dagegen färben sich mit diesem Farbstoffe keine Teile des Wassergefässsystems.

An Schnittserien (Quer- und Horizontalschnitte) habe ich riesengrosse Drüsenzellen gesehen, die sich mit Mucikarmin stark färben und also Schleim absondern; sie sind gewöhnlich stark vakuolisiert und enthalten einen grossen, oft gelappten Kern (15,6 μ). Die meisten (etwa 8 St.) liegen in der Umgebung des Gehirns; diese sind gewöhnlich stark ausgebuchtet, ungefähr 35 μ breit und münden mit langen Ausführungsgängen unmittelbar innerhalb des Mündungsporus der Rüsselscheide. In der Umgebung des Pharynx liegen 4 kleinere Drüsenzellen, welche in die Pharynxtasche ausmünden. Ferner finden wir in dem mittleren Teile des Körpers zwei Riesenzellen (an Horizontalschnitten ca. 35×85 μ), die eine an der rechten, die andere an der linken Seite des Körpers. Ein in ähnlicher Weise gelagertes Drüsenpaar finden wir schliesslich im hinteren Teile des Körpers. Das mittlere und das hintere Drüsenpaar scheinen mit der Geschlechtsöffnung in Verbindung zu stehen.

Ausser diesen Riesenzellen, die in keinem Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem zu stehen scheinen und welche ihr Sekret nach aussen entleeren, habe ich indessen auch Zellen beobachtet, welche ich mit den Wassergefässatrocyten identifiziere. An Horizontalschnitten kann man sehen, wie die sonst dicht subepithelial liegenden — allerdings sehr undeutlichen — Wassergefässkanäle an jeder Körperseite

in der Gegend des Pharynx oder etwas kaudal von demselben medianwärts einbiegen. An dieser Stelle trifft der Schnitt zahlreiche, unregelmässig durchschnittene, feine Kanäle. Ich identifiziere diese Stelle des Schnittes mit dem Teil, wo die kaudalen Kapillaren am Quetschpräparat von dem Hauptkanal auszustrahlen scheinen. Hier finde ich eine Ansammlung ziemlich grosser Zellkerne (ca. 12 μ im Durchschnitt), die wahrscheinlich die Kerne der Atrocyten entsprechen, welche die kaudale Atrocytengruppe ($Atr._3$) bilden. Auch weiter nach vorn, in der Gegend der Augen, geht an jeder Körperseite ein Wassergefässkanal nach innern zu ab (Textf. 13 *b*, *Atr.*). Dieser ist von einigen grosskernigen Zellen begleitet, welche wahrscheinlich den Atrocyten entsprechen, die an der Verzweigungsstelle der medio-rostralen Kapillaren liegen ($Atr._2$). Die vorderste Gruppe von Atrocyten ($Atr._1$) habe ich am Schnittpräparat nicht sicher finden können.

Leider färben sich die Wassergefässatrocyten lange nicht so stark oder exklusiv mit Methylenblau wie mit Neutralrot oder Brillantkresylblau was ja die Identifizierung der Atrocyten mit den am Schnittpräparat sichtbaren Zellen erschwert. An Schnitten durch Tiere, welche mit Methylenblau vital gefärbt und danach im Sublimat-Ammoniummolybdat fixiert worden waren, erkennt man jedoch mehr oder weniger zahlreiche Methylenblaukörner in Zellen, die unzweifelhaft den Wassergefässatrocyten entsprechen. Diese Zellen liegen grösstenteils unmittelbar subepithelial Die Methylenblaukörner sind besonders rings um die Zellenkerne angehäuft. Man kann an gewissen Stellen des Schnittpräparates die Ausläufer der Atrocyten lange Strecken weit als diffus blaue oder metachromatisch violette Streifen verfolgen.

Den Entfärbungsprozess habe ich in gewöhnlicher Weise studiert. Nach Färbung mit Neutralrot (schwache Lösung!) verschwindet zuerst der Tropfenbelag auf dem Hauptstamme (nach einem bis ein paar Tagen), worauf nach und nach die Entfärbung der übrigen Körperteile folgt; zuletzt entfärben sich die Atrocyten. Bei einem Versuche waren die Tiere nach 6 Tagen entfärbt. Bei stärkeren Konzentrationen des Farbstoffs werden die Tiere leicht geschädigt (Kontraktion!) und die Exkretion des Farbstoffs geht dann bedeutend langsamer vor sich oder hört ganz auf.

Man bedient sich daher mit grösserem Vorteil des Brillantkresylblaus (siehe oben!); auch dabei zeigt es sich jedoch, dass die Dosierung des Farbstoffs auf die Geschwindigkeit der Entfärbung grossen Einfluss hat. Bei einem Versuche wurde eine grössere Anzahl von Tieren mit Brillantkresylblau ziemlich kräftig vital gefärbt (6 Stunden) und darauf in reines Wasser (ohne Nahrung) überführt. Bei der Untersuchung 4 Tage später waren alle Tiere stark entfärbt oder beinahe lehmgelb; die Atrocyten und ihre Verzweigungen waren jedoch weiterhin mehr oder weniger deutlich gefärbt. Schon am folgenden Tage wurden einige vollständig ungefärbte (weisse) Exempl. beobachtet und nach einigen weiteren Tagen waren sämtliche Tiere wieder weiss; auch bei mikroskopischer Untersuchung konnten keine Farbenreste nachgewiesen werden.

Für die Farbenexkretion von Acrorhynchus ist also einerseits charakteristisch, dass sie relat. rasch und vollständig vor sich geht, andererseits, dass die Entfärbung der

Atrocyten die Schlussphase des Exkretionsprozesses darstellt. Die Teile des Atrocytensystems, welche zuletzt entfärbt werden, sind die drei basalen, zu den Kapillarwurzeln gehörenden Atrocytengruppen (Atr.$_{1-3}$). Man bekommt den bestimmten Eindruck, dass *die Atrocyten dabei als Farbensammler dienen und dass sie unter normalen Verhältnissen als eine Art exkretorisches Adnex- oder Hilfsorgan des Wassergefässsystems fungieren müssen.*

In anderen Versuchen habe ich Paralleluntersuchungen mit Hunger- und Nahrungskulturen angestellt (im ersteren Falle reines Wasser, im letzteren mit Zusatz einiger kleinen Algenbüschel zu den Kulturen). Einen bestimmten Unterschied in der Geschwindigkeit der Entfärbung zwischen den Hungertieren und den Tieren, welche guten Nahrungsbedingungen ausgesetzt wurden, habe ich nicht beobachten können.

Nach der Färbung mit Nilblau habe ich ebensowenig wie bei *Gyratrix* Zeichen einer Farbenexkretion gefunden. Die makroskopisch zu beobachtende Entfärbung beruht, wie sich ergab, nur darauf, dass der Farbstoff überall in den Geweben in Form von dunkelblauen Nadeln auskristallisiert.

Auch bei den Gattungen *Polycystis* und *Phonorhynchus* scheinen Atrocyten bei der Farbenexkretion eine grössere oder geringere Rolle zu spielen.

Bei *Polycystis nägelii* treten sie besonders deutlich bei der Färbung mit Brillantkresylblau hervor (Textf. 13 *e*). Die Atrocyten (Atr.) senden Ausläufer aus, doch konnte ich niemals beobachten, dass diese ein so reich entwickeltes Verzweigungssystem bilden wie bei *Acrorhynchus*. Die Beobachtung des Wassergefässsystems gelang mir nur bei jungen Tieren; es scheint in gleicher Weise wie bei *Acrorhynchus* gebaut, aber bedeutend schwächer entwickelt zu sein als dort. Da das gefärbte Streifensystem sich in einer Weise verzweigt, die ungefähr der Verzweigung der Kanäle entspricht, ist es wahrscheinlich, dass die Atrocyten auch hier einen Belag auf den Kanälen bilden. Es macht den Eindruck, als ob die Atrocyten keine so streng lokalisierte Lage hätten wie bei *Acrorhynchus*, sondern auch längs der Hauptstämme auftreten. Sie färben sich mit Brillantkresylblau mehr oder weniger intensiv blaugrün (nicht violett wie bei *Acrorhynchus*).

Ausserdem treten sehr regelmässig zwei grosse Drüsenzellen (25—30 μ) hervor, deren kernführende Teile hinter den Augen liegen (Atr.$_1$). Ihre Ausführungsgänge erstrecken sich nach vorne (zwischen die Augen); ihre Ausmündungsstelle zu beobachten gelang mir jedoch nicht. Möglicherweise gehören diese atrocytären Zellen zu demselben System wie die Atrocyten, welche die Wassergefässe begleiten, und man kann in diesem Falle annehmen, dass sich die »Ausführungsgänge» auf den feinen Wassergefässkapillaren in der Umgebung des Rüssels verzweigen. Ihre stark violette Farbe weicht indessen vollständig von der metachromatisch grünlichen Farbe der eigentlichen Wassergefässatrocyten ab.

Auch im Pharynx kommen violett gefärbte Drüsenzellen vor, welche ihrer Anzahl und Lage nach vollkommen den »Kreuzdrüsen» bei *Acrorhynchus* entsprechen.

Die Entfärbung geht nicht so rasch vor sich wie bei *Acrorhynchus*. Man kann auch hier beobachten, dass die Entfärbung der Atrocyten erst eintritt, wenn das Parenchym von Farbstoff gereinigt ist. Bei einem Versuche wurden die Tiere 16 Stunden lang in einer schwachen Brillantkresylblaulösung (welche einen kaum merklichen blauen Farbenton hatte) gefärbt und dann in reines Wasser überführt. Die Tiere waren nur diffus blaugrün ohne stärker hervortretende gefärbte Elemente. Am folgenden Tage begannen die Kreuzdrüsen und die Wassergefässatrocyten hervorzutreten und ihre Färbung nahm nun nach und nach in dem gleichen Grade zu, wie das Parenchym deutlich entfärbt wurde. Nach 12 Tagen war das Parenchym vollständig entfärbt (bei einigen Exempl. auch die Kreuzdrüsen); dagegen waren die Wassergefässatrocyten weiterhin dunkel blaugrün.

Bei *Phonorhynchus helgolandicus* habe ich ebenfalls atrocytäre Elemente im Parenchym beobachtet. Sie färben sich jedoch nur sehr undeutlich und oft treten sie überhaupt kaum hervor. Einige Male habe ich 3 (—4?) Paare von etwas stärker gefärbten Elementen beobachtet, welche an den gleichen Stellen gelegen waren wie die drei Paare von Atrocytengruppen bei *Acrorhynchus* (auch ein paar kaudale Atrocytengruppen?) sowie einen feinpunktierten Streifen auf jeder Körperseite. Auch hier kann man bisweilen ein gefärbtes Netzsystem beobachten, wenn dieses auch undeutlicher und mehr unterbrochen ist als bei *Polycystis*. Trotz vielen Suchens gelang es mir nicht das Wassergefässsystem zu finden und ich kann mich daher nicht darüber äussern, ob die atrocytären Elemente wirklich, sowie dies wahrscheinlich ist, mit dem Wassergefässsystem in Zusammenhang stehen.

Der Entfärbungsprozess nimmt auch bei *Phonorhynchus* eine bedeutende Zeit in Anspruch. In einer Versuchsserie, wo die mit Neutralrot diffus gefärbten Tiere in eine Nahrungs- und eine Hungerkultur verteilt worden waren (in der ersteren einige kleine Algenbüschel), konnte ich deutlich beobachten, dass die Tiere in der ersteren rascher entfärbt wurden als in der letzteren. Elf Tage nach der Färbung wurden zahlreiche, beinahe vollkommen entfärbte Exemplare unter den gefütterten Tieren beobachtet, während die Hungertiere weiterhin gefärbt waren, wenn auch deutlich schwächer als bei Beginn des Versuches. Die Darmzellen bei den letzteren enthielten oft reichliche rote Konkremente und Klumpen; auch die Atrocyten waren noch gefärbt.

Zusammenfassung. Wir können aus dem Angeführten den Schluss ziehen, dass die Farbenexkretion bei den untersuchten Gattungen *Acrorhynchus*, *Polycystis* und *Phonorhynchus* in mehr oder weniger intimem Zusammenhang mit dem Vorkommen von eigenartigen, atrocytären Zellen im Parenchym steht. Diese Zellen hängen mit ihren langen, oft verzweigten Ausläufern zusammen und bilden in dieser Weise ein mehr oder weniger ununterbrochenes Atrocytennetzes. Es ergibt sich ferner, dass die Atrocyten — besonders deutlich bei der Gattung *Acrorhynchus* — zum kapillären Teil des Wassergefässsystems in Beziehung stehen, als dessen Adnex- oder Hilfszellen sie wahrscheinlich zu betrachten sind. In den Hauptstämmen des Wassergefässsystems geht eine aktive Aufnahme von Farbe aber nur in geringem Masse vor sich.

Die Atrocyten gehören zu dem eigentlichen Wassergefässnetz, und ihre verzweigten Ausläufer folgen den Kapillaren bis zu ihren feinsten Verzweigungen (mit Ausnahme der Endkapillaren?). Bei *Acrorh. cal.* können wir deutlich drei Paare von Atrocytengruppen unterscheiden: ein Paar für das rostrale ($Atr._1$), ein Paar für das medio-rostrale ($Atr._2$) und ein Paar für das medio-kaudale Wassergefässnetz ($Atr._3$). Die Grösse dieser Atrocytengruppen steht in direktem Verhältnis zu der Ausdehnung der zugehörigen Teile des Wassergefässnetzes. Ausserdem finden sich einzelne Atrocyten an den Kapillaren.

Der aktiv farbenspeichernde Teil des Wassergefässsystems besteht bei *Acrorhynchus* aus den beiden Hauptstämmen mit den in diese einmündenden Stämmen für das rostrale und das medio-rostrale Wassergefässnetz. Die Kanäle haben hier einen eigenartig spiral- oder zickzackförmigen Verlauf. Eine Atrocytenbekleidung fehlt. Bei *Pol. näg.* werden jedoch auch die Hauptstämme von Atrocyten gefolgt und bekleidet; hier scheint das periphere Atrocytennetz dagegen schwach entwickelt zu sein.

Als einen in physiologischer Hinsicht von den übrigen verschiedenen dritten Teil könnten wir schliesslich den bei *Acrorhynchus* beobachteten Mündungsarm jedes der beiden Hauptstämme betrachten. Hier fehlt jede Form von atrocytärer Wirksamkeit; man dürfte daher diesen Teil nur als ein Ableitungsrohr für die in den vorausgehenden Teilen des Wassergefässsystems angesammelten Ausscheidungsprodukte zu betrachten haben.

Die Entfärbung beruht auf der Farbenabsorbtion der Atrocyten und auf der Entwicklung des Wassergefässsystems. Bei *Acrorhynchus*, wo die Fähigkeit der Atrocyten Farbstoffe zu speichern stark ausgebildet und das Wassergefässsystem relativ wohl entwickelt ist, geht die Entfärbung bedeutend rascher vor sich als bei *Pol. näg.* und bei *Phonorh. helg.*, wo das Farbenspeicherungsvermögen geringer und das Wassergefässsystem schwächer entwickelt ist. Bei den letzteren Formen können wir dagegen oft einen deutlichen Unterschied in der Raschheit der Entfärbung bei gefütterten Tieren und bei Hungertieren beobachten; bei den ersteren geht die Entfärbung rascher vor sich. Weniger deutlich ist dieser Unterschied bei *Acrorhynchus*. Daraus scheint hervorzugehen, dass der Darm bei der Farbenexkretion eine gewisse Bedeutung hat, dass aber dieselbe umso vollständiger und rascher vor sich geht, je besser die Atrocyten den Farbstoff zu speichern vermögen und je stärker entwickelt das Wassergefässsystem ist.

Die Deutung der Exkretionsverhältnisse bei den eben behandelten Arten konnte leider nur auf die Erfahrungen hinsichtlich der Farbenexkretion begründet werden. Es ist mir nicht gelungen Plasmakörner, Vakuolen oder Konkremente in irgendeinem Teile des Wassergefässsystems zu beobachten.

5. Verschiedene Beobachtungen über die Exkretion bei dem Rhabdocölen.

Ich füge schliesslich einige Beobachtungen bei, welche in der einen oder der anderen Hinsicht die vorhergehende Darstellung vervollständigen können, welche aber nicht für jede einzelne Art in mehr systematischer Weise verfolgt werden konnten.

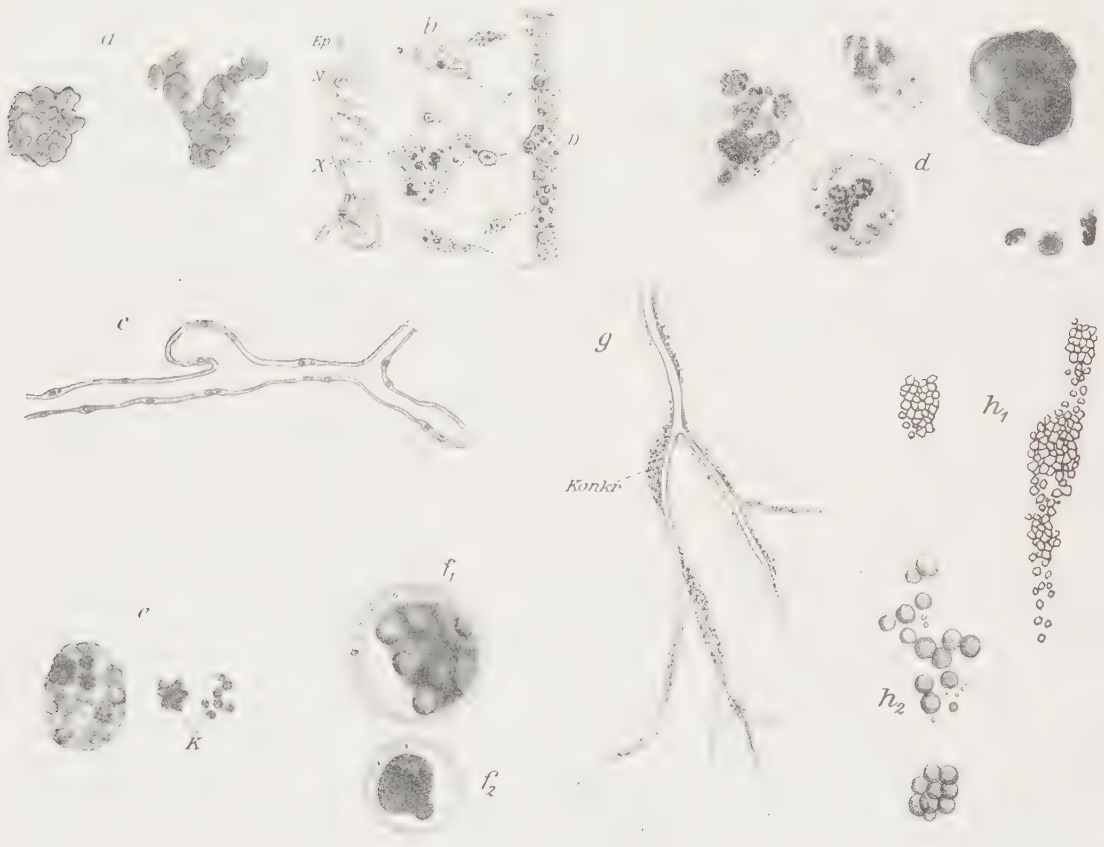


Fig. 14.

a—c: Microstomum lineare. a: Konkremente im Mesenchym. — *b*: Teil des Körpers mit Balken von Bindegewebe, welche zwischen Darm (*D.*) und Epithel (*Ep.*) ausgespannt sind. Bei *X.* eine Vakuole mit Methylenblaukonkrementen. *N.* Nematocyste. — *c:* Teil des Wassergefässsystems mit Konkrementen im Gefässwand. — *d: Macrostomum appendiculatum.* Atrocyten nach Methylenblaufärbung. — *e—h. Phœnocora unipunctata.* — *e:* Körner (*K.*) und Körnerklumpen aus dem Mesenchym nach Neutralrotfärbung. — f_1—f_2: Atrocyten mit grossen Vakuolen aus dem Mesenchym nach vitaler Färbung (Neutralrot). — *g:* Wassergefäss mit Konkrementen (*Konkr.*) — h_1—h_2: Konkremente und gefärbte Tropfen im Vorderende des Körpers.

Bei *Microstomum lineare* (Müll.) habe ich oft gelbliche Exkretionskörper (Körner und Konkremente) beobachtet, welche frei lagen oder in das Bindegewebsreticulum eingeschlossen waren (Textfig. 14 *a*). Sie sind sehr schwer löslich (lösen sich nicht in verdünnten Säuren oder Alkalien). Dagegen fehlen hier die bei *Stenostomum-*

Arten gewöhnlichen Darmexkretocyten. Ob die eben genannten, schwer löslichen Exkretionskörper permanente Depositionsprodukte darstellen oder einer wirklichen Exkretion unterworfen sind, diese Frage kann kaum entschieden werden, da es sehr schwer ist die Tiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Aus diesem Grunde erhält man auch aus den Färbungsversuchen nicht viele Aufschlüsse. Viele Farbstoffe, z. B. Alizarin, werden nicht vertragen, auch nicht in schwachen Konzentrationen. Nach der Behandlung mit Neutralrot treten oft im Bindegewebsreticulum stark gefärbte Körnchen hervor, die in Vakuolen eingeschlossen sind (Textfig. 14 *b*). Interessant ist es, dass auch die Nesselbatterien von mehr oder weniger stark färbbaren Vakuolen umgeben sind. Nach Kepner (1910) werden die von gefressenen Hydren stammenden Nesselkapseln durch besondere Bindegewebszellen, Amöbocyten, vom Darm zum Körperepithel transportiert, indem diese Zellen jede Nesselbatterie umlagern. Einer dieser Amöbocyten dringt dann in die Vakuole ein, welche durch die Auflösung des Cnidocysts im Darm entstanden ist und die nächste Umgebung der Nesselkapsel bildet und gibt der letzteren die Lage, welche sie später im Verhältnis zur Hautoberfläche einnimmt. Das Vorkommen von Farbengranula einerseits in der Umgebung der Vakuole, andererseits in den netzförmigen Protoplasmazügen, welche das Innere der Vakuole durchziehen, spricht dafür, dass diese Amöbocyten auch Farbstoffe aufnehmen und diese in Form von besonderen Körnchen speichern. Da die Amöbocyten die Fähigkeit besitzen Nesselkapseln zu transportieren, so liegt die Annahme nahe, dass sie auch feste Exkretpartikel aufnehmen und mit diesen zur Hautoberfläche wandern können. Wir würden mit anderen Worten den Transport der in den Darm aufgenommenen Nesselkapseln nur als einen Spezialfall des bei diesem Tiere vorliegenden Exkretionsmechanismus aufzufassen haben. Die dabei wirksamen Amöbocyten würden hier ungefähr die gleiche Rolle spielen wie die früher beschriebenen Alizarinatrocyten bei *Stenostomum*. Fortgesetzte Untersuchungen werden wohl möglicherweise hierüber nähere Aufschlüsse geben können. — In den Wassergefässwänden beobachtet man einzelne feste Körner (Texfig. 14 *c*), eine besondere Körneransammlung in einem gewissen Teil des Wassergefässsystems (wie bei *Stenostomum*) habe ich nicht beobachtet. Nach Vitalfärbung mit Neutralrot oder mit Methylenblau habe ich ebenfalls nur sporadische gefärbte Tropfen in den Wassergefässwänden beobachtet; Wassergefässatrocyten scheinen nicht vorzukommen.

Bei den *Macrostomum*-Arten findet man im Parenchym, besonders im Vorderende, vereinzelte oder zusammengesetzte gelblich-grünbraune Körner oder Flüssigkeitstropfen (»Pigment«; Textfig. 14 *d*). Mit Neutralrot, Methylenblau u. s. w. färben sich alle diese körnchen- oder tropfenartigen Gebilde stark. Auch der Darm färbt sich intensiv, vor allem mit Neutralrot. Die Darmzellen enthalten, besonders in ihren basalen Teilen, graugelbe, feine Exkretpartikel in reichlicher Menge, wie schon von früheren Verff. hervorgehoben wurde. Wahrscheinlich ist die Darmexkretion von grosser Bedeutung. Was das Wassergefässsystem betrifft, so gilt hier das Gleiche wie für *Microstomum*.

Auch bei *Phænocora unipunctata* (Örst.) kommen atrocytäre Elemente im Parenchym vor. Man findet, dass diese Atrocyten Vakuolen von bisweilen bedeutender Grösse (9—10 μ) und grössere oder kleinere Ansammlungen von unregelmässigen Konkrementen oder Tropfen enthalten (Textfig. 14, *e*—f_2). Alle diese Einschlüsse färben sich sowohl mit Neutralrot, als auch mit Methylenblau intensiv. Auch die Darmzellen enthalten reichlich färbbare Vakuolen und Konkremente. Bemerkenswert ist es, dass sich der aufgenommene Farbstoff nach einem oder nach ein paar Tagen in den Körnerkolbenzellen im Darm zeigt, von wo er mit dem Sekret ausgeschieden wird (vgl. S. 63). Bei näherer Untersuchung der Farbenexkretion ergibt es sich, dass die wohl gefütterten Tiere bedeutend früher entfärbt werden als die Hungertiere; bei einem Versuche waren die ersteren nach 12 Tagen, die letzteren erst nach 34 Tagen (nicht vollständig!) entfärbt. In den Vakuolen und Tropfen der Atrocyten beobachtet man eine fortschreitende Ausfällung von Farbsubstanz; die dadurch entstehenden Klumpen scheinen in kleinere, lockere Farbenkörner zersplittert zu werden. Es dürfte auf Grund des Angeführten als in hohem Grade wahrscheinlich bezeichnet werden können, dass die Exkretion auch bei *Phænocora* mit dem Defäkationsprozesse in nahem Zusammenhange steht. — In Beziehung zu dem Wassergefässsystem stehen offenbar die langen Züge von festen, lichtbrechenden Körnermassen, die man gewöhnlich bei älteren Tieren beobachtet (Textfig. 14, *g*); sie gehören jedoch nicht zu den Wassergefässwänden selbst, sondern liegen in Mesenchymzellen, welche die Wassergefässe begleiten. Man kann vermuten, dass die letzteren den bei *Mesostoma* nachgewiesenen Wassergefässatrocyten homologe Bildungen sind.

Derartige atrocytäre, an das Wassergefässsystem angeschlossene Mesenchymzellen scheinen übrigens bei zahlreichen Typhloplaniden-Gattungen vorzukommen. So habe ich nach Färbung mit Neutralrot kleinere Ansammlungen von Neutralrotgranula auf den Wassergefässen von *Rhynchomesostoma rostratum* (Müll.) und von *Strongylostoma radiatum* (Müll.) beobachtet, jedoch immer nur sporadisch. — Im Anschluss an das Gesagte möge an die grossen (56 μ), stark ausgebuchteten und vakuolisierten Zellen erinnert werden, welche Luther (1904) im Zusammenhang mit dem Wassergefässsystem von *Rhynchomesostoma* beobachtet hat. Diese Zellen sollen, wie L. selbst annimmt, »in irgendeiner Beziehung zur Excretion stehen». Sie scheinen an Drüsenzellen zu erinnern, doch fehlen ihnen Sekretkörner und Ausführungsgänge. Auch was ihre Lage betrifft — »seitlich im Körper am Anfang der Endcanäle» — erinnern sie sehr stark an die von mir im Vorhergehenden beschriebenen Atrocyten bei *Acrorhynchus caledonicus*. Auffallend ist es jedoch, dass ich nicht gesehen habe, dass sich diese Zellen mit Vitalfarbstoffen färben. Möglicherweise können die im Vorhergehenden beschriebenen atrocytären Zellen bei *Mesostoma lingua* mit derartigen Riesenzellen im Zusammenhange stehen; in der Tat hat Luther (l. c.) auch bei *Mesostoma lingua*, *Tetracelis* und einigen anderen Arten Zellen beobachtet, welche an die Zellen bei *Rhynchomesostoma* erinnern.

Bei allen Turbellarien enthalten die Darmzellen Konkremente. Nicht selten beobachtet man unter diesen Konkrementen typische Kristalle oder Kristalldrusen, welche stark an die Kristalle der Harnsäure und ihrer Salze oder an die von verschiedenen Protozoen bekannten Exkretkristallen erinnern (vgl. oben und Textfig. 5, *e—j*). In anderen Fällen sind die Konkremente rundlich mehr oder weniger deutlich konzentrisch geschichtet. Derartige Konkremente erinnern oft auffallend an die Konkremente aus den Nephridialzellen gewisser Anneliden (z. B. *Notomastus*; s. Fig. 28 *c*, S. 338 bei Burian 1913). Diese Konkremente bestehen ganz gewiss aus Guanin mit organischem Material. Auch die Harnsäure und ihre Salze können jedoch als konzentrisch geschichtete, oft radiärstrahlige Konkremente erscheinen, wie z. B. in den Nephridialzellen bei Mollusken (z. B. *Helix;* s. Burian l. c., Figg. 74, 75, 81 A, 95 u. s. w.). Bei den Sauropsiden besteht ja der breiige Harn grösstenteils aus solchen Harnsäurekügelchen (Noll bei Burian 1921, Fig. 58, S. 857). Auch bei den Säugetieren hat man nach intravenöser Harnsäureinjektion durch die Blutbahn eine sphärolitische Sedimentbildung im Harn beobachtet (l. c., Fig. 60, S. 859). Ganz gewiss können jedoch Konkrementbildungen von ganz verschiedener chemischer Zusammensetzung in ähnlichen Formen erscheinen. Man vergleiche die eben erwähnten Konkremente mit den gleichfalls konzentrisch geschichteten Kalkkörpern bei den Cestoden, die wenigstens zum grössten Teile aus Calciumkarbonat bestehen (s. Burian 1913, Fig. 54, S. 401).

C. Allgemeine Zusammenfassung.

Als exkretorisch wirksame Organe oder Gewebe haben wir folgende zu betrachten:

A. Nicht emunktorielle Organe oder Gewebe.

1. *Der Darm.* Dieser dient bei allen untersuchten Formen als ein wichtiges Ausscheidungsorgan. Dies ist speziell bei den Tricladen der Fall. Auch bei den Rhabdocölen kommt die Darmexkretion überall vor, wenn auch andere exkretorische Einrichtungen vorhanden sein können, die es ermöglichen, dass die gebildeten Abfallsprodukte vollständiger und rascher unschädlich gemacht werden.
2. *Das Körperepithel.* Dieses dürfte in exkretorischer Hinsicht eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Bei *Stenostomum* scheint ein Teil der diffusibeln Exkretstoffe von den epithelialen, sauren Rhabditen aufgenommen und mit diesen ausgestossen zu werden. Bei *Microstomum* kann die Hautoberfläche möglicherweise als Durchgangspforte für gewisse, von Amöbocyten transportierte Abfallsprodukte dienen.
3. *Die Pigmentzellen.* Sie dienen als Speicherungsstellen für gewisse Exkretsubstanzen, welche sekundär wenigstens teilweise in Pigment umgewandelt zu werden scheinen. Andere von den Pigmentzellen aufgenommene oder

in denselben gebildete lösliche Abfallsprodukte werden später durch den Darm oder durch das Wassergefässystem entfernt.

B. Emunktorielle Organe.

4. *Das Wassergefässystem.* Die Wassergefässepithelien selbst scheinen wohl nur bei einer geringen Anzahl von Formen (*Stenostomum*, *Gyratrix*, *Acrorhynchus*) und nur in einer begrenzten, drüsenartigen Partie eine aktiv exkretorische Wirksamkeit zu haben. Relativ häufig kommen indessen im Anschlusse an das Wassergefässystem stehende atrocytäre Drüsenzellen vor, welche die Aufnahme von gelösten Abfallstoffen und ihre weitere Abgabe an die Wassergefässe vermitteln.

Was die Art und Weise betrifft, wie die Abfallsprodukte zu den im Dienste der Exkretion stehenden Organen transportiert werden, so dürfte für die *Tricladen* als allgemeine Regel gelten, dass besondere für diesen Zweck wirksame Zellen — Wanderzellen — fehlen oder eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Der Transport der Exkrete scheint hier im wesentlichen auf zwei verschiedene Arten vor sich zu gehen:

1) rein mechanisch durch Leitung der festen Exkretpartikel zwischen den *fixen* Bindegewebszellen, eventuell unter Mitwirkung von Muskelkontraktionen,

2) durch Diffusion von gelösten Dissimilationsprodukten.

In ähnlicher Weise scheint der Transport der Exkrete auch bei den *Rhabdocölen* zu erfolgen. Im Zusammenhang mit der im allgemeinen mehr lockeren Struktur des Parenchyms (des Mesenchyms) finden wir indessen, dass gewisse freie Bindegewebszellen die Rolle von Wanderzellen, welche Exkretprodukte transportieren, übernehmen können (*Stenostomum*, *Microstomum*).

Die Frage nach der chemischen Natur der Exkretprodukte ist nicht Gegenstand näherer Untersuchungen gewesen. Die festen Vakuolenkonkremente im Darmepithel kommen jedoch nicht selten in Kristallformen vor, welche sehr stark an die Exkretkörper erinnern, die bei den Protozoen u. a. angetroffen und hier teilweise als Kalziumphosphate oder Harnsäurederivate betrachtet wurden. Solche Kristalle werden bisweilen auch in den Pigmentzellen angetroffen, neben schwerer definierbaren, unregelmässigen Konkrementen. Gleichartige Exkretstoffe dürften in gewissen Fällen in gelöstem Zustand vom Wassergefässystem abgegeben werden (z. B. bei *Gyratrix*) Auch andere Dissimilationsprodukte scheinen indessen in fester Form auftreten zu können. Die Darmkonkremente sind, ebenso wie die Wassergefässkonkremente bei *Gyratrix* und *Stenostomum*, wenigstens teilweise in Säuren leicht löslich und erinnern dadurch wie auch durch ihr Aussehen oft an die bei den Cestoden beschriebenen Kalkkörper, welche, wie angenommen wird, aus Kalziumkarbonat bestehen. Auch andere Stoffe können möglicherweise in den Vakuolenkonkrementen enthalten sein und sowohl ihr wechselndes Aussehen, als auch ihr vehrschiedenes Verhalten Lösungsmitteln gegenüber bedingen.

D. Schlusswort.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass wir uns an der Hand von Färbungsversuchen auch über den normalen Exkretionsmechanismus eine Vorstellung bilden können. Es kann jedoch die Frage erhoben werden, ob die *normale* Exkretionswirksamkeit *ausschliesslich* an die Organe gebunden ist, welche bei der *Farben*exkretion wirksam sind. Man könnte sich z. B. denken, dass eine Exkretion von gelösten Abfallsprodukten auch in den Teilen des Wassergefässsystems stattfindet, die bei der Farbenexkretion *nicht* mitwirken.

Dass eine *aktive*, m. a. W. drüsenartige, Exkretion von Abfallsprodukten an solchen Stellen stattfinden sollte, wo die Färbungsversuche keine Veranlassung gaben, eine Exkretionstätigkeit zu vermuten, halte ich für äusserst unwahrscheinlich. Die vorhergehende Darstellung hat zahlreiche Belege dafür ergeben, dass gerade *jene* Teile des Wassergefässsystems, denen man auf Grund der histologischen Struktur oder des Inhaltes der Wassergefässepithelien (Plasmakörner, Vakuolen, Konkremente) eine aktive exkretorische Rolle zuschreiben könnte, auch bei der Farbenexkretion wirksam sind. Auch in der Vertebratenniere werden Vitalfarbstoffe von den Partien der Nierenepithelien aufgenommen und ausgeschieden, die an der normalen aktiven Exkretionstätigkeit beteiligt sind. Die Zellen der zweiten Schlinge vermögen sogar reichliche Mengen der als lipoidunlöslich betrachteten Sulfonsäurefarbstoffe zu speichern, die von anderen Zellen nicht gespeichert werden.

Es fragt sich indessen, ob die Wassergefässepithelien auch nicht als *passive Filtrationsmembranen* für die Abfallsschlacken dienen. Da das Wassergefässsystem von Wasser durchspült wird, erscheint es ohne weiteres mehr als wahrscheinlich, dass auch ein Teil der gelösten kristalloiden Abfallsprodukte der Körpers dabei ausgeschwemmt wird. Diese würden demnach einfach durch die Wassergefässwände hindurchfiltrieren. Dagegen kann angeführt werden, dass *sich die Wassergefässepithelien sicherlich nicht wie eine leblose Filtrationsmembran verhalten.* Es ist durch eine sehr grosse Anzahl von Untersuchungen sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren festgelegt worden, dass zahlreiche Stoffe, welche durch leblose Membranen leicht hindurchfiltrieren, von den Zellen gar nicht oder nur in sehr geringer Ausdehnung aufgenommen werden. Vor allem ist die sehr geringe Permeabilität für anorganische Salze bemerkenswert (vgl. Höber 1914, S. 396). Auch Harnstoff diosmiert verhältnismässig langsam (ungefähr mit der gleichen Geschwindigkeit wie Glycerin; vgl. Höber l. c., S. 395). Wir müssen also eine besondere Permeabilität der Wassergefässepithelien für diese Stoffe voraussetzen, wenn wir uns denken sollten, dass eine passive Filtration von solchen Stoffen in etwas grösserer Menge vor sich gehen sollte. Solche Abweichungen von den Permeabilitätsregeln scheinen freilich gerade bei exkretorischen Epithelien nicht so ungewöhnlich zu sein. Wenn man aber diese scheinbar rein passiven Filtrationserscheinungen etwas näher untersucht, so scheinen sie mit aktiven Sekretionserscheinungen so eng verbunden zu

sein, dass der alleinige Filtrationsanteil des Exkretionsmechanismus sehr schwer zu bestimmen ist. So weiss man betreffs der Vertebratenniere mit ziemlich grosser Gewissheit, dass wenigstens Chloriden und Harnstoff dem Wasserstrom durch die Glomeruli zu den Harnkanälen mitfolgen. Es lässt sich also vermuten, dass die Glomeruluswände als blosse Filtrationsmembranen dienen. Werden indessen die Kanalepithelien zerstört (Vergiftung mit NaF), so fliesst eine im Verhältnis zum Blut stark hypotonischer Harn ab. Berechnungen über den Filtrationsdruck der zum Abpressen dieses hypotonischen Harns erforderlich sein würde (mehr als 3000 mm. Hg!), zeigen dass man nebst der Filtration eine *aktive Glomerulussekretion* voraussetzen muss. Auch andere Versuche ergeben, dass die Glomeruli aktiv exkretorische Fähigkeiten besitzen (vgl. Höber, S. 655—57). Aus Messungen über den Sauerstoffverbrauch der Niere bei Injektion verschiedener Diuretica (NaCl, Na_2SO_4, Harnstoff u. s. w.) scheint hervorzugehen, dass einige von diesen Stoffen, z. B. NaCl durch reine Filtration abgeschieden werden, während die Absonderung anderer Stoffe, darunter die des Harnstoffs eine aktive exkretorische Nierenarbeit voraussetzt. Betreffs einer anderen der spezifischen N-haltigen Exkretstoffe, der *Harnsäure*, ist es bekannt, dass sie — ebenso wie auch wahrscheinlich ein grosser Teil des Harnstoffs — durch Sekretion von den Epithelien der Tubuli contorti abgesondert wird (vgl. Noll 1921, siehe Burian).

Es scheint also, dass die Absonderung der spezifischen Harnbestandteile hauptsächlich eine Folge aktiver Sekretionstätigkeit in den Glomeruli und Kanalepithelien ist. Und doch sind die Bedingungen einer kräftigen Filtration von Exkretstoffen in der Vertebratenniere sicher ausserordentlich viel grösser als im Wassergefässsystem der Plathelminthen (vgl. die starke Kapillarverzweigung und die grosse Stromgeschwindigkeit des Blutes in diesen Kapillaren). Wenn wir finden, dass sich z. B. bei *Dendrocoelum* die Darmzellen im Hungerzustande mit Konkrementen oder Kristallen füllen, so ist dies ein deutliches Zeichen dafür, dass die Exkretion der betreffenden Stoffe nicht oder nur in sehr untergeordnetem Grade durch Filtration durch das Wassergefässsystem erfolgt.

Es ist demnach unwahrscheinlich, dass reine Filtrationsprozesse für die Elimination der kristalloiden Abfallsprodukte (vielleicht mit Ausnahme von NaCl) eine Rolle spielen. Die Exkretion setzt eine aktive Tätigkeit von Zellen voraus, welche besonders darauf eingerichtet sind diese Produkte aufzunehmen und auszuscheiden.

Man kann vermuten, dass die granulären oder vakuolären Apparate, welche Farbstoffe aufnehmen, auch als exquisite Lösungsmittel für mehr oder weniger schwer lösliche Abfallsprodukte fungieren (vgl. S. 116—17); vielleicht liegt ihre Bedeutung gerade darin. Diese Auffassung findet in den Verhältnissen der Vakuolen der Darmzellen eine Stütze: je stärker ihre Färbbarkeit ist, desto geringere Mengen von festen Fällungsprodukten enthalten sie und umgekehrt. Nimmt der Gehalt an Stoffen ab, welche die Färbbarkeit bedingen (säurehaltige Kolloide), so kommt es also zu einer Ausfällung der schwer löslichen Exkretstoffe (ebenso wie der Farbensubstanz). Die gleichen Verhältnisse wurden in den Pigmentzellen beobachtet.

Auch hinsichtlich des Wassergefässystems besitzen wir Erfahrungen welche darauf hindeuten, dass die mit Vitalfarbstoffen färbbaren Wassergefässelemente sonst schwer lösliche Stoffe in gelöstem Zustande erhalten (vgl. z. B. *Gyratrix*). Dadurch, dass die exkretorisch wirksamen Zellen derartige spezielle Speicherungsapparate besitzen, wird ferner eine Endosmose von schwer löslichen Stoffen in weit höherem Masse ermöglicht als in Zellen ohne solche Apparate.

Es kann zusammenfassend gesagt werden, dass alle unsere Erfahrungen dafür sprechen, dass die normale Exkretionstätigkeit von denselben Organen und Zellen ausgeübt wird, welche bei der Exkretion von Farbstoffen wirksam sind, und dass keine Tatsachen konstatiert werden konnten, die es wahrscheinlich machen, dass eine Ausscheidung von Abfallsprodukten an irgendeiner anderen Stelle vor sich geht.

IV. Allgemeiner Teil.

A. Vergleichende Übersicht über den nicht-emunktoriellen Exkretionsmechanismus.

Inwiefern stimmen die im Vorhergehenden angeführten Resultate mit den Auffassungen über die Exkretionsprozesse, welche von verschiedenen Forschern auf diesem Gebiete angeführt wurden, überein oder sprechen sie dagegen? Leider wurden hierhergehörende Fragen beinahe immer ausserordentlich stiefmütterlich behandelt und meistens nur im Zusammenhang mit anatomischen Untersuchungen.

Von besonderem Interesse sind Löhners Untersuchungen über die Exkretionsverhältnisse bei den Acölen, welche meine Studien an tricladen und rhabdocölen Formen komplettieren können. Löhner hat, wie früher erwähnt wurde, gefunden, dass sich die Exkretstoffe aus allen Teilen des Körpers ständig in dem zentralen Teile des Parenchyms sammeln und durch die Mundöffnung ausgestossen werden. Auch bei den mit einem ausdifferenzierten Darm versehenen Formen findet sich, wie aus dem Gesagten hervorgeht, die gleiche Exkretionsart bewahrt. Dies verdient umsomehr hervorgehoben zu werden, als man in dem Wassergefässsystem der letzteren einen speziellen Exkretionsapparat finden wollte, der eine vollständigere Entfernung der Schlacken des Körpers ermöglicht und sich eventuell im Zusammenhang mit der zunehmenden Körpergrösse entwickelt hat (Lang u. a.). Auch Löhner sieht in der Exkretionsart der Acölen eine Art Ersatz für das Wassergefässsystem. Dass diese Anschauungsart nicht richtig sein kann, dürfte kaum nötig sein näher hervorzuheben, nachdem wir gesehen haben, dass die Ausscheidung durch den Darm eine bei den Turbellarien durchgehends vorkommende Exkretionsform ist.

In der Art und Weise, wie die Exkretstoffe gesammelt und transportiert werden, stimmen die Acölen speziell mit den Tricladen überein. Löhners Beschreibung des Vitalfärbungsprozesses bei *Convoluta pelagica* könnte in der Tat ebensogut für z. B. *Dendrocoelum* gelten. Die gefärbten Tropfen, welche bei Vitalfärbung auftreten, entsprechen hauptsächlich, wie ich zu zeigen versucht habe, lokalen Dissimilationsherden, wo Assimilationsprodukte, speziell Öltropfen zersetzt und säurehaltige Stoffe gebildet werden, welche die Färbbarkeit mit Vitalfarbstoffen bedingen. Die festen oder flüssigen Abfallsprodukte werden zum Darm transportiert und schliesslich bei der Defäkation entfernt. Dass der Exkretionsmechanismus bei den Land-

tricladen ebenso beschaffen ist wie bei den Süsswasserformen dürfte wohl vorausgesetzt werden. Es wird auch oft angegeben, dass das Darmepithel bei den letzteren Konkremente enthalte. »Letztere sind bald glasartig helle, lichtbrechende eckige Körperchen, bald hellgelb bis dunkelbraun gefärbt, in wechselnder Menge den distalen Enden der Darmzellen inkorporiert und auch in den Divertikeln vorzufinden» (v. Graff 1899, S. 114).

Bei den *Rhabdocölen* treten intrazelluläre Exkretablagerungen auf; Vitalfarbstoffen gegenüber verhalten sich die Exkrete enthaltenden Mesenchymzellen als echte Atrocyten. Wo geformte Assimilationsprodukte, Öltropfen u. dgl. im Mesenchym vorkommen, finden wir sie in den Bindegewebszellen eingeschlossen, niemals frei in der Perivisceralflüssigkeit suspendiert. Dies erinnert uns an die Verhältnisse bei den Formen mit einem Cölom, z. B. an die Anneliden. Auch der Transport der Abfallsprodukte geht, soweit wir diesen Prozress studieren konnten (z. B. bei *Stenostomum*), intrazellulär vor sich.

In diesem Zusammenhang betrachtet bekommen auch die interessanten, scheinbar so eigentümlichen Exkretionsverhältnisse bei gewissen *parasitischen Rhabdocölen* ihre Erklärung. v. Graff (1903) hat bei einer dieser Formen, *Graffilla buccinicola*, zwei Arten von Bindegewebe gefunden: ein gewöhnliches, zelluläres Bindegewebe, mit eingestreuten grossen, freien Amöboidzellen, welches ausschliesslich das Parenchym in der hinteren Köperhälfte bildet, und ein eigentümliches, blasiges Bindegewebe, welches den vorderen Teil des Körpers einnimmt. v. Graff's Deutung der Funktion des blasigen Bindegewebes und seine Schilderung der Entstehungsart desselben sind von so grossem Interesse, dass sich mir erlaube seine Auslegung kurz zusammenfassend zu zitieren (S. 18, 19): »Ich halte das als »blasiges Bindegewebe» beschriebene System von Zellen für einen Exkretions-Apparat, umsomehr, als ich sonst nichts gefunden habe, was auf einen solchen zu beziehen wäre . . . Die eigentlichen Exkretophoren sind wahrscheinlich jene grossen, im ganzen Körper verteilten »amöboiden Zellen», welche sich mit Exkretionsstoffen beladen und dann zu den Zellen des blasigen Bindegewebes werden . . . Sie nehmen an Grösse zu und rücken in dem Masse vor, als am Vorderende des Körpers ein Zerfall der Blasenzellen und eine Ausfuhr der dadurch frei gewordenen Exkretballen aus dem Wege der Gewebslücken nach der Pharyngealtasche stattfindet».

Wir finden also auch hier freie Bindegewebszellen, welche die Exkretstoffe zu einem Teile des Darmkanals (der Pharyngealtasche) transportieren. Diese Art der Exkretion bedeutet nach dem früher Gesagten nichts Neues. Dass sich die exkretorische Funktion nicht als Ersatz für einen fehlenden Wassergefässapparat ausgebildet haben kann, wie v. Graff meint, ist ebenfalls ziemlich klar. Das einzige bei *Graffilla* prinzipiell abweichende Verhalten ist die kolossale Volumszunahme der Amöboidzellen. Diese kann in der Tat villeicht mit dem Verschwinden des Wassergefässapparates in Zusammenhang gebracht werden, insofern als die Amöboidzellen den Überschusss an Wasser aufzunehmen scheinen, den in gewöhnlichen Fällen das Wassergefässsystem abzuführen hat. (Weiters hierüber siehe im Schlusskapitel.)

Im Vergleich mit der *Darmexkretion* scheint die *Hautexkretion* bei den Turbellarien nach meinen Untersuchungen nur eine sehr untergeordnete Rolle zu spielen.

In vielen Fällen, wo man gewisse Gründe für die Annahme einer solchen Hautexkretion gehabt zu haben glaubte (vgl. die Einleitung), haben die Färbungsversuche keine Beweise hiefür geliefert. Dies gilt z. B. für die sogen. wasserklaren Räume im Epithel zahlreicher Rhabdocölen und Allöocölen. Böhmig (1891) hat konstatiert, dass diese keine Vakuolenbildungen sind, sondern dass sie durch Porenkanäle, welche die Basalmembran in schiefer Richtung durchbohren, mit den inneren Teilen des Tieres in Verbindung stehen. Er hat allerdings gesehen, dass sich diese Gebilde bei vitaler Methylenblaufärbung »blassblau» färbten; bei den von mir verwendeten schwachen Farbkonzentrationen habe ich jedoch niemals gesehen, dass ihr Inhalt sich färbte. Dieser besteht, wie Böhmig gefunden hat, aus Schleim, der wohl kaum als ein wirkliches Exkret aufgefasst werden kann. In gewissen Fällen hat man jedoch in den wasserklaren Räumen granuläre Massen gesehen, die als Exkretprodukte gedeutet werden könnten. Ja, bei *Bothromesostoma personatum* hat Luther sogar eine Auswanderung von Pigmentkörnern aus dem Körperinneren durch diese offenen Bahnen zu finden geglaubt. Ich habe selbst bei dieser Art solche im Epithel liegende Ansammlungen von Pigmentkörnern beobachtet, u. zw. umso reichlicher, je stärker pigmentiert die Exemplare waren. Das Epithelpigment steht in deutlichem Zusammenhang mit Ausläufern von den Pigmentzellen des Mesenchyms. Bei Tieren, welche mit Methylenblau vital gefärbt und dann in reinem Wasser liegen gelassen worden waren, habe ich nach einigen Tagen blaue Körner in den epithelialen Pigmentbahnen beobachten können; nach einigen weiteren Tagen wurde festgestellt, dass die weiter zentral liegenden Teile des Pigmentnetzes entfärbt waren (rein braunschwarze Pigmentkörnchen), während die peripher und im Epithel liegenden Körner weiterhin stark blau waren. Schliesslich wurden die Tiere ganz und gar entfärbt. Diese Beobachtung spricht dafür, dass wenigstens der *Farbstoff* durch Hautexkretion entfernt wird. — Ein Vergleich zwischen den Verhältnissen bei *Mesostoma lingua* und *Bothromesostoma personatum* ist interessant. In beiden Fällen wird das Methylenblau in die Pigmentzellen aufgenommen. Bei der ersteren Art wird der Farbstoff definitiv gespeichert, bei der letzteren durch das Epithel ausgeschieden. Bei der ersteren Art kommt im Epithel kein Pigment vor, bei der letzteren ist dies dagegen der Fall. Es liegt da sehr nahe sich zu denken, dass das Gleiche, was für den Farbstoff gilt, auch für das Pigment Geltung hat. Dieses würde demnach bei *Bothromesostoma* wenigstens teilweise einer Hautexkretion unterworfen sein (vgl. Luther). Die Verhältnisse bei *Bothromesostoma* dürften jedoch ziemlich allein dastehen. Wenigstens habe ich bei einigen anderen von mir untersuchten pigmentierten Formen (*Dalyella cuspidata, Strongylostoma radiatum, Mesostoma productum* u. a. m.) keine Exkretion durch das Epithel beobachten können, weder von in den Körper aufgenommenen Farbstoffen noch von Pigmentkörnchen.

Bei gewissen Polycladen beobachtet man nicht selten gelbliche, lockere Körnchen oder Klumpen in und unter dem Epithel, welche wahrscheinlich mit einer bei

diesen Formen vorkommenden Hautexkretion in Zusammenhang stehen. Nach Vitalfärbung einiger grosser *Leptoplana*-Exemplare mit Alizarin beobachtete ich, dass zahlreiche dieser Klumpen sich sehr intensiv färbten (Textf. 15, *b*). Leider hatte ich keine Gelegenheit zu beobachten, ob die gefärbten Klumpen wirklich durch die Haut entfernt wurden, was ja sehr wahrscheinlich ist.

Fig. 15.
a: Prostheceraeus vittatus, Kristallen im Parenchym. — *Leptoplana tremellaris,* Teil der Körperperipherie nach vitaler Alizarinfärbung. (*Al.* Alizarinatrocyten, *Ep.* Epithel, *Exkr.* Exkretkörner).

Weit allgemeiner als die Hautexkretion dürfte unter den Turbellarien eine mehr oder weniger *permanente Exkretspeicherung* vorkommen. Solche Depots von Exkreten finden wir innerhalb aller Gruppen der Turbellarien. Bei den Acölen treten sie im Parenchym oder zwischen Epithel und Hautmuskelsack in Form von gegen Säuren resistenten Konkrementen auf, welche v. Graff (in Bronn 1905, S. 1923) als rundliche oder gestreckte, prismatische kleine Körper beschreibt, die in durchfallendem Lichte opak, bräunlich und bisweilen irisierend, im auffallenden Lichte glänzend weiss sind. Diese bilden bei *Convoluta convoluta* ein paar weisse Querbinden, die sich indessen erst bei älteren Exemplaren zeigen. Auch die Beobachtung, »dass die Concremente erst nach der normalen Pigmentierung auftreten und mit dem Wachstum an Zahl zunehmen» (v. Graff l. c.) zeigt, dass hier wirklich ein Fall von permanenter Exkretspeicherung vorliegt. In anderen Fällen, wo keine Konkrementablagerung vor sich zu gehen scheint, wie bei *Convoluta roscoffensis,* kann dieser Umstand, wie Keeble (1907) betont, möglicherweise mit dem Vorkommen von symbiontischen Algenzellen in Zusammenhang gesetzt werden. Diese sollten nicht nur die vom Wirtstiere erzeugte Kohlensäure verwenden, sondern auch die nicht gasförmigen Abfallsprodukte, vor allem die stickstoffhaltigen, zu denen Keeble auch die Konkremente rechnet. Eine gute Stütze für diese Beobachtung findet er in der Beobachtung, dass bei zoochlorellfreien Larven Massen von langen, nadelförmigen Kristallen, die in Vakuolen eingeschlossen sind, im Parenchym auftreten. Es liegen ja alle Gründe für die Annahme vor, dass die chemisch nicht näher untersuchte Substanz, aus der die Kristallnadeln i diesem Falle aufgebaut sind, normalerweise von den Algen aufgenommen und ausgenützt wird. Wenn man also einerseits Keeble Recht geben könnte, wenn er die Wahrscheinlichkeit hervorhebt, dass die

Algen für das Wirtstier die Rolle eines sekundären Exkretionsgewebes spielen, so muss man sich andererseits davor hüten einen so weit gehenden Schluss zu ziehen wie den, dass dieses »Exkretionsgewebe» sich als Ersatz für ein fehlendes Wassergefässsystems ausgebildet hat (Keeble). Das Fehlen eines Wassergefässsystems ist ja für alle »Acölen» charakteristisch und unabhängig von der Gegenwart oder dem Fehlen von symbiontischen Algenzellen.

Auch bei den Turbellarien mit einem Wassergefässsystem finden wir zahlreiche Andeutungen für das Vorkommen von mehr oder weniger permanenten Exkretablagerungen. Solche Exkretablagerungen sind z. B. bei den Rhabdocölen nicht ungewöhnlich. Sie kommen besonders häufig in Pigmentzellen eingeschlossen vor (vgl. S. 137). Bei Formen, wo das Pigment spärlich ist oder nur in Form von Zeichnungen vorkommt, welche für die betr. Art typisch sind, werden sie jedoch auch ohne Zusammenhang mit dem Pigmente angetroffen. Sie können feste, oft etwas gelbgrün gefärbte Körner oder Klumpen bilden, die oft zusammen mit Öltropfen im Parenchym vorkommen. Oder auch bilden sie lange Züge von ungefärbten Körnern. In zahlreichen unter diesen Fällen dürfte jedoch die Exkretablagerung nur von provisorischer Natur sein: so z. B. dort, wo ähnliche Exkretkörpern auch in den Darmzellen angetroffen wurden, wie bei *Castrada*-Arten (vgl. auch die Färbungsversuche mit *Phaenocora*).

Bei den Polycladen kommen häufig gelbliche Körnchen oder Klumpen im Parenchym vor, die aufgespeichert oder durch die Haut (vgl. oben!) hinausbefördert werden können. In den Parenchymblasen liegende Kristallnadeln habe ich sehr oft bei *Prosthecerаeus*-Exemplaren beobachtet, welche einige Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden (Textf. 15, *a*); diese Exkretablagerung wurde jedoch sicherlich nur durch die ungünstigen Aquariumbedingungen verursacht. — Es dürfte in der Tat äusserst schwer und vielleicht überhaupt unmöglich sein, wirklich bindende Beweise für die permanente, bezw. provisorische Natur derartiger im Parenchym vorkommender Exkretablagerunge nzu liefern. Als Beispiel für eine unzweifelhaft permanente Exkretspeicherung bei den Polycladen kann *Planocera inquilina* genannt werden. Bei dieser Art kommt unter dem Epithel der Dorsalseite eine netzförmige, weisse Zeichnung vor, die aus glänzenden Konkrementen, wei bei gewissen Acölen, besteht.

Es ist unsicher welche Rolle die *Geschlechtsorgane* in exkretionsphysiologischer Hinsicht spielen. Teile des Fortpflanzungsapparates zeigen nicht selten ausgeprägt atrocytäre Eigenschaften: so z. B. die sogen. falschen, paarigen Samenblasen und der »Uterus» bei *Dendrocoelum lacteum*, die männlichen Geschlechtsdrüsen bei *Procerodes, Uteriporus, Gyratrix* u. a., die Bursa copulatrix beim letzteren u. s. w. In allen diesen Fällen dürfte es *Drüsensekret* sein, welches Farbe annimmt; man weiss in der Tat, dass das Epithel in den genannten Organen oft Vakuolen enthält, welche mit einer Substanz gefüllt sind, die auch im Organlumen angetroffen werden kann (Böhmig 1906, S. 449, v. Graff 1915, S. 3103—5 u. a.). Eine ähnliche Atrocytose können auch die sogen. Zwischenzellen im Hoden von Wirbeltieren ausüben. Diese Zellen speichern z. B. Karmin, Pyrrhol- und Trypanblau auf. Bei der Spermiogenese sollen sie sich nach Goldmann (Zit. nach v. Möllendorff. 1920) zwischen die

Sertolischen Zellen eindrängen und ein tropfenförmiges, mit Neutralrot stark färbbares Sekret absondern, dem Goldmann nutritive Bedeutung zuschreibt.

In gewissen Fällen haben Färbungsversuche deutlich an den Tag gelegt, dass diffusible Stoffe auf diese Weise von den Geweben der Umgebung gespeichert werden können. Bei *Uteriporus* habe ich nach Färbung mit Neutralrot beobachtet, dass die Farbenklumpen in den Follikeln des Testikels erst auftreten, nachdem die Tiere einige Zeit lang in reinem Wasser gehalten wurden. Bei *Gyratrix* wurde sogar eine massenhafte kristallförmige Ausfällung von Farbstoff (Nilblau) im Testis und in der Bursa copulatrix beobachtet.

Es ist möglich, dass die Sekretion in diesen Fällen auch eine exkretorische Bedeutung haben kann. Welche Stoffe es sind, die auf diese Weise abgesondert werden, wissen wir jedoch nicht. Feste Exkretprodukte habe ich nicht mit Sicherheit in den atrocytären Teilen der Geschlechtsorgane beobachten können.

Sowohl bei den Cölenteraten als auch bei den höheren Gruppen der Würmer finden wir Exkretionsarten, die in vielen Punkten an die eben beschriebenen bei den Turbellarien erinnern. Die Cölenteraten scheinen die Exkretprodukte in erster Linie durch die Körperoberflächen, die Darmwand und die äussere Körperwand abzugeben, aber auch eine intrazelluläre Exkretspeicherung scheint vorzukommen. So beobachtete Masterman (1894) bei einem Kalkschwamm (*Grantia compressa*), den er einige Minuten lang in einer Karminsuspension liegen liess, dann für einige Zeit in reines Wasser brachte und untersuchte, den Austritt von mit Karmin beladenen Mesogloeazellen aus dem Ektoderm. Auch in dem entodermalen Kanalsystem konnte ein solches Ausstossen von karminhaltigen Mesogloeazellen beobachtet werden. Bei *Alcyonium digitatum* beobachtete Miss Pratt (1905) eigentümliche, zusammenhängende, verzweigte Mesogloeazellen, die sich nach Injektion von Karmin mit Farbstoffen beladen. Ob sie dann durch die Wände der entodermalen Kanäle auswandern oder in der Mesogloea liegen bleiben scheint nicht völlig klar zu sein (vgl. Burian, S. 282—83).

Der Darm der Anneliden zeichnet sich oft durch eine lebhafte exkretorische Wirksamkeit aus. Dabei können entweder aus der Leibeshöhle kommende, mit Exkret beladene Phagozyten (bezw. Atrocyten) das Darmepithel durchwandern und ihren Inhalt in das Darmlumen entleeren (*Lumbricus*), oder es können auch gewisse Teile der Darmwand selbst zu Exkretsammlern umgewandelt sein (Sylliden, Aphroditiden). Die lebhafte Darmexkretion scheint oft damit zusammenhängen, dass die Exkretion durch die eigentlichen Ausscheidungsorgane aus dem einen oder dem anderen Grunde unzureichend ist. So finden wir bei *Capitella* eine stark entwickelte Darmexkretion; die Nephridien öffnen sich hier nicht an der Körperoberfläche, sondern endigen blind (Eisig 1887). Bei Polychäten, wo der Darm in stärker hervortretendem Grade an der Exkretion teilnimmt — z. B. bei Sylliden und Aphroditiden — fehlen Exkretophoren, welche bei anderen Formen das Exkretmaterial aufsammeln, welches dann durch die Nephridien entfernt wird. Andererseits »lassen Polychäten mit gut entwickeltem Exkretophorengewebe — *Cirratulus, Polymnia, Nereis, Arenicola* u. s. w. — eine aktiv exkretorische Tätigkeit des Darmepithels ganz

regelmässig vermissen, und das gleiche gilt für die gesamten Oligochäten mit ihrem stets mächtig ausgebildeten Chloragog» (Burian, S. 388).

Auch eine Exkretion durch die Haut kommt vor. Nach Farbeninjektionen hat man beobachten können, dass sich Wanderzellen in der Leibeshöhle mit Farbsubstanz beladen, welche sowohl auf phagocytärem Wege (z. B. Tuschpartikel), als auch durch Atrocytose (gelöste Farbstoffe) aufgenommen werden kann. Diese Wanderzellen dringen dann durch die Muskelbündel hindurch in die Epidermis ein und gehen dort zu Grunde. Durch Injektionen von Neutralrot habe ich diesen Prozess studieren können, speziell bei *Lumbriculus*. In gewissen Fällen (z. B. bei *Lumbricus*) scheint die Haut wirklich als Exkretionsorgan zu dienen, in anderen Fällen dürfte das in der beschriebenen Weise zum Integument transportierte Exkretmaterial gespeichert werden, um zu Pigment umgebildet zu werden. Eine solche Umwandlung in Pigment hat Graf (1894) auch bei Hirudineen (*Nephelis*) beobachtet.

B. Über das Wassergefässsystem als Emunktorium.

Im Folgenden werden wir zuerst die exkretorische Bedeutung des Wassergefässsystems näher untersuchen und dabei festzustellen versuchen, ob eine allgemeine funktionelle Aufteilung des Wassergefässsystems sich durchführen lässt. Diese Fragen sollen von zwei Gesichtspunkten aus behandelt werden:

1) ausgehend von den allgemeinen Schlüssen, zu denen uns eine vergleichende Untersuchung über *das Verhältnis des Wassergefässsystems zu den Vitalfarbstoffen* führen kann;

2) ausgehend von unserer Kenntnis über *die normalen Exkretionsprodukte* bei Formen, welche mit einem Wassergefässsystem versehen sind, und von der Rolle, welche das betr. Organ für die Entfernung derselben aus den Geweben des Körpers spielt.

In dem zweiten Kapitel wird auch der Versuch gemacht, die im ersten Kapitel dargestellten Erfahrenheiten auf die normale Exkretion anzuwenden. Wegen der allgemeinen Bedeutung der Frage — das Wassergefässsystem ist ja ein bei den niederen Evertebraten allgemein vorkommendes Organsystem — mussten zahlreiche vergleichende Punkte herangezogen werden.

Die erhaltenen Ergebnisse führen uns danach zu einem Vergleich mit den Solenocytnephridien uud zu einer kritischen Beurteilung der Theorie über die Entwicklung der Funktionen des Wassergefässsystems, welche von Willem (1910) aufgestellt worden ist (Kap. 3).

Schliesslich soll der Versuch einer allgemeinen Deutung der Funktionen des Wassergefässsystems gemacht werden (Kap. 4).

1. Das Verhältnis des Wassergefässsystems zu den Vitalfarbstoffen.

a. Turbellarien.

Hier sollen nur die Hauptergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen in Kürze rekapituliert werden (s. den spez. Teil!).

Bei den *Tricladen* scheint das Wassergefässystem kaum eine grössere Rolle bei der Farbstoffexkretion zu spielen. Bei *Dendrocoelum* ist es mir trotz eines sehr grossen Versuchsmaterials nur einige wenige Male geglückt einen deutlichen granulären Wassergefässbelag (nach Methylenblaufärbung) zu erhalten. Es ist interessant die Verteilung der Farbkörner (Blasen) längs des Wassergefässystems zu studieren. Bei *Dendrocoelum* (Textf. 9, *a*) finden wir eine besonders starke Ansammlung von Farbkörnern ringsum die dorsalen Mündungsporen und in den Wänden der von ihnen ausgehenden grösseren Sammelgefässen, während die Granulierung in dem feineren Kanalnetz abnimmt. Bei *Procerodes* und *Uteriporus* (Textf. 9, *b—d*) werden die feinen Farbkörner (Methylenblau, Alizarin) ebenfalls in den Wänden der Wassergefässe gebildet; das pharyngeale Kanalnetz (fehlt bei *Dendrocoelum*) nimmt eine Sonderstellung ein, indem es sich nicht mit Alizarin, wohl aber mit Methylenblau färben lässt. Weder in dem einen noch in dem anderen Falle finden wir ein Zeichen dafür, dass Farbe in die Terminalzellen aufgenommen wurde.

Bei den *Rhabdocölen* finden wir ähnliche Verhältnisse. Wenn wir die Verteilung der Neutralrot- oder Alizaringranula in dem Wassergefässystem bei *Gyratrix* (T. II, Fig. 11, Textf. 12, *c—d*) studieren, so finden wir, dass sie auf sehr scharf begrenzte Partien des Kanalsystems beschränkt sind. Die Terminalorgane scheinen an der Farbenexkretion nicht teilzunehmen. Eine *funktionelle Verschiedenheit* zwischen verschiedenen Teilen des Wassergefässystems bei dieser Form tritt auch insofern zu Tage, als Alizarin nur von den konkrementführenden Wassergefässampullen aufgenommen und abgesondert wird, nicht aber von der mit Neutralrot vital gefärbten Partie.

Bei *Stenostomum* wird Neutralrot nicht oder nur in geringem Masse vom Wassergefässystem abgesondert und auch Alizarin wird zum grössten Teile durch den Darm abgeführt. Die farbenexkretorische Tätigkeit ist auf die Wände der proximalen Wassergefässchenkel beschränkt, wogegen der distale Schenkel und seine Verzweigungen einschliesslich der Endkapillaren und Terminalzellen bei den Farbenexkretion völlig inaktiv sind.

Bei *Acrorhynchus* konnten allerdings die Wimperzellen selbst nicht entdeckt werden; die grösseren Wassergefässtämme weisen indessen einen deutlichen Zusammenhang mit der Farbenexkretion auf, und die farbenexkretorische Tätigkeit des eigentlichen Wassergefässnetzes wird durch besondere mesenchymatische Drüsenzellen (»Adnexzellen») vermittelt.

Was die übrigen rhabdocölen Turbellarien anbetrifft, so finden wir, dass Farbstoffe nur in sporadischen Fällen durch das Wassergefässystem aufgenommen und

abgesondert werden. Bei *Mesostoma lingua* und nahestehenden Formen wird Neutralrot von Atrocyten auf den Wassergefässen aufgenommen (T. II, Fig. 9, 10). Diese Atrocyten folgen jedoch weder den Endkapillaren noch den in den »Exkretionsbecher» einmündenden Endstämmen. Ob die Kanalwege, unabhängig von den Atrocyten, bei diesen Formen Farbstoff aufnehmen können scheint jedoch zweifelhaft zu sein. Möglicherweise könnte man jedoch eine von Luther (1921) gemachte interessante Beobachtung nach dieser Richtung hin deuten. L. hat mit einer Anzahl Rabdocölen Vitalfärbungsversuche gemacht. Bei einem Versuche hielt er *Mesostoma lingua* in schwacher Dahlialösung und übertrug die Tiere dann in reines Wasser. Kurze Zeit nachher erwiesen sich die Wassergefässendstämme als »sehr deutlich blass violett gefärbt, während sonst nirgends eine Färbung zu sehen war». L. ist geneigt dieses Färbungsresultat so zu deuten, »dass der Farbstoff an dieser Stelle (also nicht etwa durch die Terminalorgane) ausgeschieden wurde, *dass also die Endstämme nicht nur die Funktion ableitender Kanäle haben würden, sondern dass sie auch abscheidende Organe wären, durch die andere Stoffe abgeschieden werden könnten als durch die übrigen Teile des Exkretionssystems*» (S. 54—55). Dass diese Auffassung, welche jedoch von L. selbst mit grösster Reservation vorgebracht wird, insofern richtig ist, als die Farbenexkretion durch die Wassergefässkanäle und nicht durch die Terminalzellen erfolgt, dürfte kaum zweifelhaft sein.

Eine noch bestehende Lücke in unserer Kenntnis über das Verhältnis des Wassergefässystems zu den Vitalfarbstoffen bezeichnen die Verhältnisse bei den *Polycladen*. Es muss indessen scharf hervorgehoben werden, dass wir nicht einmal wissen, ob alle Polycladen überhaupt ein Wassergefässystem besitzen. Nur Schultze (1851) und Lang (1884) haben meines Wissens ein solches Wassergefässystem beobachtet, aber nur bei einigen wenigen hierhergehörenden Formen. Ein so erfahrener Kenner der Polycladen wie Bock (1913) sagt darüber auch: »Ein Wassergefäss ist von mir nicht beobachtet worden . . . an dem mir zugänglichen lebenden Material wie auch an meinen Schnittserien habe ich mich vergeblich bemüht, ein solches festzustellen» (S. 306). — Ich selbst habe bei *Prostheceraeus vittatus* vergebens nach einem Wassergefässystem gesucht. Dagegen glückte es mir einigemale Teile eines solchen bei *Leptoplana tremellaris* und bei *Discocoelides langii* nachzuweisen. Bei diesen beiden Arten wurde in der Augengegend ein oder der andere äusserst feine Kanal mit einem durchgehenden, stark flimmernden Faden beobachtet, der wahrscheinlich aus zahlreichen, von den Kanalwänden ausgehenden Wimperflammen zusammengesetzt war, die hinter einander angeordnet waren. Den Tieren, welche früher einer Vitalfärbung Brillantkresylblau, Neutralrot, Methylenblau) unterworfen worden waren, fehlte jede Spur von Tropfen oder Körnern in den Wänden der Wassergefässkanäle.

Ich habe eine grössere Anzahl mit Neutralrot, Brillantkresylblau oder Methylenblau gefärbte *Prostheceraeus* über 1 1/2 Monate lang im Aquarium gehalten, ohne die geringste Farbenexkretion zu bemerken. Die Tiere waren nach dieser Zeit ebenso intensiv gefärbt. Der Farbstoff wird in gleicher Weise wie bei *Dendrocoelum* in den

runden Lücken des Parenchyms aufgenommen. Eine Farbenausfällung wie bei den ersteren habe ich jedoch nicht beobachtet. Da die Tiere sich weigerten, Nahrung in jedweder Form aufzunehmen, konnte ich nicht entscheiden, ob die Farbenexkretion auch in diesem Falle in Zusammenhang mit der Defäkation steht.

b. Trematoden.

Ich habe zwei Trematoden-Arten untersucht: *Echinostomum trigonocephalum* Rud. (im Darme des Igels) und eine am Gehirn von *Cottus scorpius* eingekapselte kleine Art, *Galactosomum lacteum* (Jägerskiöld). [1]

Von der ersteren wurden gegen 10 Ex. mit Neutralrot (schwache Lösung) und Ammoniakkarmin (starke Lösung) in 0,9 %iger NaCl-Lösung behandelt. Nach der Färbung (6 Stunden) wurden sie in reine 0,9 %ige NaCl-Lösung überführt, in welcher sie einige Tage lang lebten. Es ergab sich, dass das Neutralrot sehr rasch eindrang und ziemlich distinkte Färbungsresultate ergab: der Darm klar rot, im Parenchym einzelne kleine rote Körnchen, die Dotterstöcke dunkelviolett, in (oder auf?) den Testikelwänden zahlreiche grosse und kleine, stark rot gefärbte, einfache oder zusammengesetzte Klumpen (Drüsensekret?). Methylenblau und Ammoniakkarmin färbten bedeutend schwächer; Ammoniakkarmin ergab beinahe nur Darmfärbung. Es glückte mir jedoch nicht mit einer der angewendeten Farbstofflösungen eine Wassergefässfärbung zu erhalten [2].

Mehr positive Resultate erhielt ich mit *Galactosomum lacteum*. Die Versuche wurden so ausgeführt, dass Lösungen von Neutralrot, Methylenblau (ca. 1: 1000 in 0,9 %iger NaCl-Lösung) oder Ammoniakkarmin in die Schädelhöhle einer grösseren Anzahl von *Cottus scorpius* injiciert wurden. Die Injektionen wurden von den Fischen, welche in getrennten Aquarien gehalten wurden, ohne die geringste Schwierigkeit vertragen. Nach einem oder nach ein paar Tagen wurden sie getötet und die am Gehirne eingekapselten Trematoden wurden untersucht. Auch diese vertrugen die Färbung ohne Schwierigkeit. Die mit Neutralrot gefärbten Tiere zeigten oft besonders schöne Färbungen der Wassergefässe. Dagegen färbten sich nur selten längere, zusammenhängende Teile des Gefässsystems; in den Wänden der grösseren Wassergefässstämme sah man nur einzelne verstreute Farbenkörnchen, in den zwei grossen Endstämmen und der Blase fehlten auch diese. T. II, Fig. 13 zeigt einen feineren Zweig des Wassergefässnetzes mit zwei Endkapillaren. Wir finden in den Wänden der Gefässäste eingesprengt unzählige Farbenkörner, die sich auch eine Strecke weit in die Kapillärwände hinauferstrecken. Dagegen fehlt jedwede Spur von Farbenkörnchen oder gefärbten Vakuolen in dem Plasmakörper der Terminalorgane. So viele Tiere ich auch untersuchte, so wechselnd die Konzentration der

[1] Die Bestimmung der letzteren Art wie auch von *Bothriocephalus scorpii* (vgl. das Folgende) verdanke ich meinem Freunde, Dr. O. Nybelin.

[2] Dass ich an dieser Art keine Alizarin-Färbungsversuche vorgenommen habe, beruht darauf, dass die Versuche von einer Zeit herrühren, wo ich die Eigenschaften dieses Farbstoffs nicht näher kannte.

angewendeten Injektionslösung oder die Länge der Versuchszeit auch war — immer ergab sich das gleiche Färbungsresultat. Eine Ausfällung von Farbstoff im Lumen der Wassergefässe habe ich dagegen nicht beobachtet, auch keine Färbung der Wassergefässflüssigkeit.

Mit Methylenblau erhielt ich wohl oft besonders schöne und distinkte Färbungen von Myoblasten und Muskelfasern, dagegen zeigten sich nur vereinzelte Methylenblaugranula in den Wänden der Wassergefässe. Ammoniakkarmin ergab nicht die geringsten Färbungsresultate.

Willem erhielt teilweise andere Färbungsresultate (vgl. die Einleitung). Bei seinen Versuchen sollte Ammoniakkarmin von den Wassergefässen aufgenommen worden sein. Es scheint mir indessen in hohem Grade zweifelhaft zu sein, ob dies wirklich der Fall gewesen sein kann. Bei den Turbellarien dringt Ammoniakkarmin nicht ins Parenchym ein, und es liegt kein Anlass vor anzunehmen, dass sich die Trematoden hierin von den Turbellarien unterscheiden sollten — um so weniger, als keiner der übrigen bei Willem's Versuchen angewendeten Farbstoffe—nicht einmal der gute Vitalfarbstoff Methylenblau—irgendwelche Färbungsresultate ergab. Es ist jedoch der Hinweis angebracht, dass die Wassergefässe auch normalerweise oft einen rötlichen Farbenton besitzen. Bei gewissen Formen, z. B. bei *Distomum tereticolle,* tritt dieser rote Farbenton so stark hervor, dass v. Siebold (vgl. Braun 1879—93, S. 653) dazu veranlasst wurde die Gegenwart eines Blutgefässsystems bei den Trematoden anzunehmen. van Beneden hob indessen hervor, dass die rote Farbe nicht auf dem Flüssigkeitsinhalt in den Kanälen sondern auf optischen Phänomenen beruht. Wie sich *Distomum clavigerum,* Willem's Versuchtier, in dieser Hinsicht verhält ist mir unbekannt. Indessen betont Willem selbst an mehreren Stellen (S. 9, 15), in wie hohem Grade optische Phänomene die Deutung der Versuchsresultate beeinflussen können.

Besonders schöne und interessante Färbungsresultate habe ich mit *Alizarin* erhalten. Wenn man *Galactosomum*-Cysten in einer Alizarinlösung liegen lässt, so kann man schon nach kurzer Zeit beobachten, dass *die beiden grossen Endstämme und die Endblase des Wassergefässsystems tiefblau* gefärbt werden. Alizarin gibt ausserdem prachtvolle und distinkte Färbungen des ganzen Nervensystems; da ich beabsichtige meine diesbezüglichen Ergebnisse in einer besonderen Mitteilung vorzulegen, übergehe ich diesen Teil des Färbungsbildes bis auf weiteres. Es ist interessant, dass nie das eigentliche Wassergefässnetz (Maschennetz nach v. Graff) sondern nur die Endstämme und die Blase gefärbt werden. Die Färbung zeigt sich teils als einer dichte Einlagerung blauer Körner in den Wänden, teils als Farbflocken und Massen im Lumen der Blase, Auch die festen Konkremente werden m. o. w. intensiv gefärbt.

Das Wassergefässsystem von *Galactosomum* verhält sich also zu Neutralrot und Alizarin in einer Weise, welche stark an die Befunde bei *Gyratrix* erinnert. Der distale Schenkel bei *Gyratrix* entspricht in physiologischer Hinsicht offenbar dem feineren Gefässnetz bei *Galactosomum*, die Ampullen bei dem ersteren entsprechen den beiden Endstämmen und der Blase des letzteren. Die grossen Sammelgefässe bei *Ga-*

lactosomum könnten vielleicht als Gegenstücke des proximalen Schenkels bei *Gyratrix* betrachtet werden, wenn sie auch keineswegs dessen morphologisch und physiologisch scharf markierte Abgrenzung gegen den Neutralrot speichernden Teil des Wassergefässsystems zeigen.

c. *Cestoden.*

Von hierhergehörenden habe ich *Triaenophorus nodulosus* (*Pall.*) und *Bothriocephalus scorpii* (O. F. Müller) untersucht.

Lönnberg (1892) hat mit Cestoden experimentiert und dieselben längere Zeit frei lebend gehalten. Auch er verwendete *Triaenophorus nodulosus.* Er benützte Nährlösungen, welche Pepsin-Pepton und Traubenzucker enthielten. In einem Falle verwendete er eine schwache Methylenblaulösung. Die Strobila färbte sich indessen nur oberflächlich und diffus: eine Wassergefässfärbung scheint er nicht erhalten zu haben. In einigen Kulturen gelang es ihm, die Tiere über einen Monat lang am Leben zu erhalten.

Meine Versuche mit *Triænophorus* wurden in ähnlicher Weise ausgeführt. Als Vitalfärbungsmittel wurden Neutralrot, Methylenblau und Bismarkbraun verwendet; ausserdem wurden ein paar Versuche mit Ammoniak- und Indigokarmin gemacht. Die Tiere hielten sich 4—5 Tage lang lebend. Keiner von diesen Farbstoffen wurde vom Wassergefässsystem aufgenommen. Methylenblau, Ammoniak- und Indigokarmin lieferten nur postmortale, diffuse Färbungen (vgl. auch Lönnberg).

Dagegen färbten sich gewisse der im Parenchym liegenden Kalkkörper ziemlich stark mit Neutralrot und Bismarkbraun. Die kleinsten waren gewöhnlich ganz und gar gefärbt. Die grösseren bestanden aus einer gefärbten Innenmasse und einer äusseren, ungefärbten, stark lichtbrechenden Schicht. In den allergrössten Körpern (ca. 15 μ) war die Farbe diffus verteilt; eine stärker gefärbte Innenpartie konnte jedoch meistens unterschieden werden. Bei Behandlung mit Säuren lösten sich die Kalkkörper rasch auf, doch ohne dass eine Gasentwicklung beobachtet werden konnte. Der innere, gefärbte Teil zeigte dabei eine bedeutend grössere Widerstandskraft als der äussere, ungefärbte.

Der andere untersuchte Cestod, *Bothriocephalus scorpii,* wurde innerhalb des Wirtstiers Farbstoffösungen ausgesetzt. Nach zahlreichen missglückten Versuchen, eine Vitalfärbung durch Einführung des Farbstoffs per os oder per anum des Wirtstiers *(Cottus scorpius)* zu stande zu bringen, indem ich die Fische injicierte Krebschen fressen liess u. s. w., fand ich eine einfache Metode, welche ein Resultat ergab. In den Bauch des Wirtstier wurde unmittelbar unter der Duodenalpartie ein kurzer Einschnitt gemacht; dann wurde die Spitze der Injektionsspritze in die Bauchhöhle eingeführt und in der Gegend der Pylorusanhänge eine kräftige Injektion in den Darm vorgenommen. Darauf wurde die Bauchwand des Wirtstiers mit einigen Nadelstichen vernäht. Auf diese Weise konnte ich sowohl die Wirtstiere als auch ihre Parasiten gut am Leben erhalten und sogar wiederholte Injektionen

an dem gleichen Exemplar ausführen. Zu den Injektionen wurden ziemlich konzentrierte Lösungen (1:200—1:500) von Neutralrot und Methylenblau verwendet [1].

Es zeigte sich, dass Methylenblau überhaupt keinen Färbungseffekt hatte oder höchstens eine schwach diffuse Färbung verursachte [2]. Mit Neutralrot färbten sich die Tiere mehr oder weniger stark rot. Bei näherer Untersuchung wurde festgestellt, dass *nur die Kalkkörper Farbstoff in etwas höherem Grade aufgenommen hatten. Eine Färbung der Wassergefässe wurde nicht erhalten.*

Ich habe auch Färbungsversuche mit Alizarin angestellt. Wegen der geringen Löslichkeit des Farbstoffs wurden jedoch bei Anwendung der oben genannten Metode keine Färbungsresultate erhalten. Herauspräparierte und in Alizarinlösung verwahrte *Triænophorus-* und *Bothriocephalus*exemplare zeigten jedoch schon nach einigen Stunden sehr schöne Färbungsphänomene. *Mit Alizarin färben sich nämlich die Kalkkörper äusserst intensiv* (dunkelviolett). Bei einigen Tieren waren indessen *auch Teile des Wassergefässsystems* gefärbt, besonders die vorderen und die lateralen Teile des Wassergefässnetzes im Scolex, welche auf diese Weise oft bis zu den feinsten Verzweigungen hervortraten. Auch die gröberen, inneren, longitudinalen Hauptstämme in den Proglottiden waren, wie beobachtet werden konnte, auf längere oder kürzere Strecken gefärbt. Bei näherer Untersuchung zeigte sich hier, dass zahlreiche dunkelviolette Körner oder Flocken an der Innenseite der Kanäle festsassen oder sich frei im Lumen befanden; im letzteren Falle waren sie in der einen oder der anderen Richtung leicht verschieblich (vgl. Textf. 16). Bei *Triænophorus* habe ich bei einer Gelegenheit eine schöne Nervenfärbung im Scolex und in den angrenzenden Proglottiden beobachtet. Ausserdem werden auch die bei dieser Art vorkommenden drei Kalkhaken im Scolex rotviolett gefärbt.

Das interessante antagonistische Verhältnis zwischen Neutralrot und Alizarin, welches wir bereits festzustellen Gelegenheit hatten, tritt also bis zu einem gewissen Grade auch in dem Mechanismus der Farbenexkretion bei den Cestoden zu Tage. Während bei *Galactosomum* das feinere Wassergefässnetz Neutralrot aufnimmt, die Endstämme und die Blase dagegen Alizarin, finden wir bei den von mir untersuchten Cestoden, dass Alizarin auch von den feinsten Gefässzweigen abgesondert wird, während Neutralrot überhaupt nicht zur Ausscheidung kommt, sondern in den Kalkkörpern, wenigstens den kleineren und unvollständig verkalkten, gespeichert wird. Diese nehmen indessen Alizarin in noch viel höheren Grade auf.

---

[1] Farblösungen von schwächerer Konzentration verursachen keine Vitalfärbung. Irgendwelche letale Wirkungen der angewendeten Farblösungen auf die Tiere habe ich nicht beobachtet.

[2] Dr. O. Nybelin hat mir freundlichst mitgeteilt, dass er vor mehreren Jahren einige Exemplare von einem *Tetrarhynchus (Rhynchobothrius tetrabothrius* (P. J. van Ben.) aus *Acanthias* in einer Methylenblaulösung hielt. Am folgenden Tag fand er, »dass eine Nervenfärbung nicht zu entdecken war, dass aber die grossen Gefässtämme stark blau gefärbt waren und deutlich hervortraten». Diese Beobachtung ist von grossem Interesse, da dieselben Teile des Gefässsystems auch durch Alizarin gefärbt werden (vgl. weiter oben!) und da wir schon bei *Gyratrix* gefunden haben, dass Methylenblau (nicht Neutralrot!) zuweilen von denselben Teilen (den Endampullen) wie Alizarin gespeichert werden kann.

Wir finden in der Litteratur vielfach Angaben über das Verhältnis der Kalkkörper zu Farbstoffen (z. B. Ammoniakkarmin) im Schnittpräparat — Vitaluntersuchungen wurden meines Wissens nicht ausgeführt. Rindfleisch, Sommer und Landois (vgl. Braun S. 1265) haben gezeigt, dass die Färbbarkeit im umgekehrten Verhältnis zu dem Kalkgehalt steht. Nach Sommer und Landois entstehen die Kalkkörper in Zellen mit saurer Reaktion. Bei Endosmose von gelösten Kalkvereinigungen in den betr. Zellen nimmt die saure Reaktion allmählich ab, während der Kalk gleichzeitig in fester Form abgelagert wird. Auch Lönnberg (1889) ist der Auffassung, dass die Kalkkörper im Inneren von Zellen entstehen und findet alle Übergangsstadien zwischen kernhaltigen Zellen ohne Kalk und vollkommen ausgebildeten Kalkkörpern. Andere Forscher stellen sich vor, dass diese Kalkkörper frei in den interzellulären Bindegewebslücken als Niederschläge in einer Eiweisslösung entstehen. Wir können uns nicht in eine Diskussion dieser Möglichkeiten vertiefen. Es möge hier nur darauf hingewiesen werden, dass die Versuche mit Neutralrot und Alizarin einigermassen als Bestätigung von der Richtigkeit der Schlussfolgerungen dienen können, die aus anderen Farbversuche gezogen wurden (s. oben). Dass hauptsächlich nur die nicht völlig ausgebildeten Kalkkörper Neutralrot speichern lehrt, dass diese noch saure Kolloide enthalten, welche mit basischen Farbstoffen wie auch mit alkalischen Stoffen im allgemeinen reagieren. Es sind unzweifelhaft die mit diesen verbundenen, alkalisch reagierenden Ca-Vereinigungen, welche durch Ausfällungsreaktionen mit dem Alizarin die Blaufärbung der Kalkkörper bei der Alizarinbehandlung veranlassen.

Fig. 16.
Bothriocephalus scorpii. Wassergefässsystem und Kalkkörper nach vitaler Alizarinfärbung.

d. Nemertinen.

Ich habe die Vitalfärbungsverhältnisse nur bei einer kleineren, gelblich-weissen *Tetrastemma*-Art *(T.-candida?)* untersucht, die ich an der zool. Station in Kristineberg in grossen Massen auf Blasentang *(Ascophyllum nodosum)* erhielt.

Eine grössere Anzahl Ex. wurde der Vitalfärbung unterworfen, wobei schwache Lösungen von Neutralrot, Methylenblau und Brillantkresylblau zur Anwendung kamen.

Im Epithel färbten sich die Sekrettropfen in den zahlreichen Hautdrüsen intensiv, speziell nach Behandlung mit Neutralrot. Auch im Darm fanden sich zahlreiche gefärbte grössere oder kleinere Blasen (Vakuolen) vor. *Die* in der vorderen Körperpartie liegenden *Wassergefässkanäle zeigten einen dichten Belag mit Farbgranula,* der am schönsten nach Methylenblaufärbung hervortrat. Textf. 17 ist nach einem mit Methylenblau gefärbten Exemplar gezeichnet und zeigt Teile des Kanalsystems, von der Dorsalseite her gesehen. Trotz eifrigen Nachforschens gelang es mir nicht, irgendwelche Wimperflammen zu entdecken. An Schnittserien von mit Methylenblau gefärbten Tieren konnte ich mich davon überzeugen, dass die Farbkörner wirklich in den Wänden der Wassergefässe liegen; die Farbengraulierung folgt, wie sich ergab, den Kanälen in ihrer ganzen Länge bis zu den äusseren Mündungsporen (vgl. T. I, F. 9). Dagegen gelang es mir auch am Schnitt nicht irgendwelche Wimperzellen zu finden und ich habe mich daher nicht davon überzeugen können, ob diese letzteren, ebenso wie bei den früher untersuchten Formen, keine atrocytären Eigenschaften besitzen.

Fig. 17.
Tetrastemma candida (?) Nach vitaler Methylenblaufärbung (*Au.* Augen). (Stark gepresst.)

Die Färbung des Wassergefässsystems trat, wie sich zeigte, gewöhnlich erst vollständig hervor, nachdem die Tiere einen bis ein paar Tage in der Farblösung gelegen waren oder nachdem sie — nach kurzem Verweilen in derselben — ein paar Tage lang in reinem Wasser verwahrt worden waren. Dies spricht wohl dafür, dass der Farbstoff von den umgebenden Geweben oder von den Blutgefässen aufgenommen wird, wo er mehr diffus vorkommt.

Es gibt eine Angabe von Bürger (1897), welche in diesem Zusammenhang von Interesse sein kann. Er erhielt nämlich mit Methylenblau schöne Vitalfärbungen des Wassergefässsystems bei zwei *Drepanophorus*-Arten (*D.spectabilis* und *crassus*).

Er sagt darüber: »Quetscht man . . . einen abgeschnittenen Kopf von *Drepanophorus*, der etwa 3—4 Minuten in einer solchen Farbstofflösung gelegen hat, . . . so bekommt man die denkbar klarsten Bilder; man sieht in Folge ihrer blauen Tinction die Haupt- und Zweiggefässe des Nephridiums und deren Enden». Dieses Resultat deutet vielleicht darauf hin, dass sich die Wassergefässe bei *Drepanophorus* ebenso verhalten wie bei *Tetrastemma*. Doch ist es auf Grund der von Bürger angewandten Metode unmöglich darüber bestimmte Aussagen zu machen.

Intressante Färbungsresultate habe ich auch mit Alizarin erhalten. Bei zahlreichen Exemplaren trat nämlich eine ausgesprochene *Nervenfärbung* hervor. Besonders das Gehirn mit seinen Ganglien, aber auch die lateral liegenden, grossen Nervenstämme färben sich intensiv dunkelviolett. Ausserdem findet man — besonders im Vorderende — *verstreute, runde, dunkel gefärbte Körper:* ich hatte jedoch keine Zeit zu untersuchen, ob diese event. den Charakter von festen Exkretprodukten haben. Eine Färbung des Wassergefässystems mit Alizarin habe ich dagegen nicht beobachtet.

e. Rotatorien.

Von hierhergehörigen Formen habe ich eine grosse Anzahl und Individuen untersucht, wobei verschiedene Vitalfarbstoffe zur Anwendung kamen: Neutralrot, Methylenblau, Brillantkresylblau u. s. w. Auch mit Ammoniakkarmin, Kongorot und Lackmus wurden Versuche ausgeführt; diese Farbstoffe passieren jedoch nur den Darmkanal und färben diesen mehr oder weniger stark (bes. Kongorot).

Dagegen findet man nach Vitalfärbung mit Neutralrot oft Farbkörner und gefärbte Blasen (Vakuolen), welche hier und da in den Wänden der Wassergefässkanäle liegen. Einen wirklichen Wassergefässbelag sowie bei den früher erwähnten Tiere habe ich jedoch niemals beobachtet. Auch unter den Terminalorganen findet man gefärbte Körner in den Gefässwänden; oft kommen die Körner hier dichter angesammelt vor, was darauf hindeutet, dass die Zellen in dieser Partie besondere atrocytäre Eigenschaften besitzen. Nach Willem (1910) wird der sezernierende Teil des Wassergefässystems bei *Asplanchna priodonta* von einer Reihe durchbohrter Drüsenzellen gebildet, welche auch Flimmerorgane tragen. Jedes Flimmerorgan geht von einer dünnen Plasmakalotte aus, welche durch einen kurzen Schaft mit dem übrigen, grösseren Teile der Zelle in Verbindung steht, wobei sich die Kapillaren in den Hauptkanal öffnen. Das Flimmerorgan mit der Plasmakalotte bildet m. a. W. eine kleinere, nach der Seite hin abgesetzte Partie der Drüsenzelle, deren Kern in dem restierenden, den Hauptkanal umschliessenden Teile liegt. Der letztere ist reich an Plasma mit eingeschlossenen Körnern und soll nach Willem als das eigentliche Exkretionsorgan fungieren, während der Flimmerteil nur ein Filter für die Körperflüssigkeit darstellt. Für die Richtigkeit dieser Deutung sprechen wohl auch die vitalen Färbungsbilder.

f. Zusammenfassung.

Die Vitalfärbungsuntersuchungen sind eigentlich nur hinsichtlich der Turbellarien so vollständig, dass sie streng genommen zu irgendwelchen allgemeinen Schlüssen über das Verhältnis des Wassergefässsystems berechtigen. Fortgesetzte und erweiterte Untersuchungen auf diesem Gebiete werden sicherlich viele intressante Resultate ergeben. Unsere *bisherigen* Kenntnisse über diese Frage kann man indessen folgendermassen zusammenfassen:

a). *Turbellarien.* Nur bei einem Teil (spez. rhabdocölen) Formen konnte eine Farbenexkretion durch das Wassergefässsystem nachgewiesen werden. In diesen Fällen werden die Farbstoffe durch die Gefässwände aufgenommen und abgesondert, nicht durch die Terminalorgane. Die Farbstoffe werden aus dem Körperparenchym entweder von drüsenartigen Partien der Gefässwänden (in Vakuolen) oder von besonderen, oft stark verzweigten Atrocyten aufgenommen, die den Wassergefässkanälen folgen. Bei gewissen Formen kommen die beiden farbenexkretorischen Mechanismen gleichzeitig vor, vorbei die Regel zu gelten scheint, dass die gröberen Hauptstämme *selbst* Farbstoffe aufnehmen, während die Farbenaufnahme in den feineren Ästen durch die Atrocyten vermittelt wird.

b). *Trematoden.* Eine Farbenexkretion durch das Wassergefässsystem ist nachgewiesen. Auch hier werden die Farbstoffe nicht durch die Terminalzellen, sondern durch die Kanalwände ausgeschieden. Eine funktionelle Verschiedenheit im Verhältnis zu verschiedenen Farbstoffen macht sich insofern geltend, als Neutralrot durch die feineren Wassergefässkanäle (*Galactosomum*), Alizarin dagegen durch die beiden Sammelgefässe und durch die Endblase ausgeschieden wird [1].

c). *Cestoden.* Die Farbstoffe werden vor allem von den Kalkkörpern aufgenommen und in diesen gespeichert. Eine Exkretion von Farbstoff konnte nur für Alizarin nachgewiesen werden, welches sowohl von den Hauptstämmen als auch von dem eigentlichen Gefässnetz ausgeschieden wird.

d). *Nemertinen.* Die Wassergefässkanäle haben deutlich ausgesprägte farbenexkretorische Eigenschaften. Wie die Terminalorgane sich verhalten ist unbekannt.

e). *Rotatorien.* Die Farbenexkretion scheint nur in geringem Grade mit dem Wassergefässsystem in Zusammenhang zu stehen, besonders mit seinem drüsenartigen Teil. Die Terminalzellen nehmen an der Farbenexkretion nicht teil.

---

[1] Ich habe neuerdings eine Reihe Trematoden-Arten (aus Fischen) untersucht und gefunden, dass die Blase und ihr Inhalt immer, die beiden Gefässendstämme in der Regel sich m. o. w. stark mit Alizarin färben. Die Färbungsintensität steht in direktem Verhältnis zu Menge der in die Blase und Endstämme abgesonderten Konkremente. Dagegen nehmen weder die Blase noch die Endstämme Neutralrot auf, wie auch das feinere Maschennetz ungefärbt bleibt. Die übrigen Färbungsresultate wie bei *D. echinostomum* und *G. lacteum*. — Ich hoffe meine diesbezüglichen Ergebnisse bald ausführlicher besprechen zu können.

2. Welche Rolle spielt das Wassergefässsystem bei der normalen Exkretion?

Wir müssen uns zunächst klar machen, welche die normalen Exkretionsprodukte sind und in welchem Verhältnis sie zu dem Wassergefässsystem stehen. Es ist natürlich, dass wir uns dabei nur an die *festen* Exkretionsprodukte halten können. Über die Natur der *gelösten* Abfallsprodukte besitzen wir eine nur allzu geringe oder richtiger gesagt gar keine Kenntnis, und bei der Unvollkommenheit unserer gegenwärtigen Metoden können wir nicht damit rechnen zu anderen als zu ziemlich unsicheren Annahmen über ihre chemische Zusammensetzung zu kommen. Es ist übrigens wohl nicht unwahrscheinlich, dass wenigstens ein Teil der gelösten Abfallsprodukte früher oder später in feste übergehen kann.

a. Turbellarien.

In der Litteratur über Turbellarien kommen nur einige wenige Angaben vor, nach denen feste Exkretpartikel in der Flüssigkeit vorhanden sein sollen, welche die Wassergefässe durchströmt. Einige dieser Angaben stammen von Francotte (1881) her. Er untersuchte das Wassergefässsystem bei *Derostomum unipunctatum* Örst. (= *Phaenocora unipunctata* Graff) und sagt darüber: »Tout ce système de canaux est rempli d'un liquide clair *chariant des corpuscules peu nombreux*» (l. c., S. 32; kurs. vom Ref.). Ich selbst habe indessen bei dieser Form weder am lebenden Tiere noch im Schnittpräparat Spuren von Exkretkörnern in den Kanälen nachweisen. können. Ebensowenig kann ich das Vorkommen des mit dem Wassergefässsystem verbundenen Lakunennetzes bestätigen, welches Francotte bei *Phaenocora* beschreibt. Ausgehend von Fraipont's Auffassung, dass das Wassergefässsystem bei Trematoden und Cestoden durch besondere Mündungen in den Wänden der Wimpertrichter mit einem interzellulären Lakunennetz in direktem Zusammenhang steht, sucht nämlich Francotte zu beweisen, dass ein solches Lakunennetz auch bei den Turbellarien vorhanden ist und dass es auch hier mit dem Wassergefässsystem in Verbindung steht. Das lakunäre, weit verzweigte Lymphsystem soll nach Fraipont und Francotte dem Cölom bei höheren Formen entsprechen. Es soll nach Francotte bei *Phaenocora* besonders gut beobachtet werden können. Ich habe, wie erwähnt, ein solches System nicht finden können. Wenn man indessen die Figuren Francotte's (z. B. Fig. 2, Tafel X) betrachtet, so findet man die Erklärung für das »Lymphgefässsystem», welches er als ein System von »espaces» und »canalicules» beschreibt. Es entspricht offenbar den langen, hier und da unterbrochenen Zügen vor farblosen, lichtbrechenden, eckigen Körnern, die man an Quetschpräparaten findet (vgl. S. 160). Bisweilen liegt eine grössere Anzahl von Körnern an einem Flecke gesammelt; man bekommt da einen »espace». Bisweilen liegen die Körner weniger dicht, beinahe in einer Reihe; dadurch werden »canalicules» gebildet. Eine Strömung von Körnern in der Richtung gegen die Wimpertrichter des Wassergefässsystems oder eine

regelmässige Anastomosierung zwischen den Körnchenzügen zur Bildung eines Netzsystems, sowie es Francotte beschreibt und zeichnet, habe ich nicht beobachten können. Bisweilen kommt es wohl vor, dass zwei Züge in einem Winkel zusammenstossen, aber ebensooft beginnen und endigen sie blind. Es ist vollkommen deutlich, dass diese Körnchenansammlungen nicht in interzellulären Lymphbahnen liegen können.

Wenn ich also das Vorhandensein eines »Lymphsystems» im Sinne Francotte's leugnen muss, so ist es andererseits richtig, dass die Züge und Ansammlungen von Körnchen oft in nahem Anschlusse an die Wassergefässstämme gelegen sind (vgl. Textf. 14, *g*). Man findet in diesen Fällen. dass die Körnchenzüge mit den Wassergefässen paralellel laufen; wo diese sich verzweigen, werden die schmaleren Zweigstycke von ähnlichen Körnchenzügen begleitet. Dagegen fehlt ein Körnchenbelag an den beiden Endstämmen. Die Körnchen liegen indessen nur *auf*, nicht *in* den Wänden Wassergefässe, was daraus hervorgeht, dass die Körnchenzüge bei gewissen Bewegungen des Tieres sich von den Kanälen trennen können, so dass deutliche Zwischenräume gebildet werden. Ferner kommen oft Körnchenansammlungen vor, welche nicht mit Wassergefässen in Zusammenhang stehen, und umgekehrt Gefässe, welche nicht von einem Körnchenbelag begleitet sind.

Auch bei zwei *Monocelis*arten (*M. fusca* Örst. und *M. latus* Francotte) glaubte Francotte Körner in den Wassergefässkanälen finden zu können. Ich habe Gelegenheit gehabt, sowohl die erstgenannte Art, als auch die nahestehende Art *M. lineatus* zu untersuchen, habe aber niemals etwas derartiges gesehen. Dass die Vitalfärbungen bei diesen Formen ebenfalls für die Ansichten Francotte's keine Stütze ergeben dürfte kaum notwendig sein hervorzuheben,

Schliesslich gibt Lang (1884, S. 167) an, dass die Wimperzellen im Wassergefässsystem bei *Thysanozoon* zahlreiche, ziemlich stark lichtbrechende, runde Tropfen und Körner enthalten, welche oft gelbbraun gefärbt sind. Ähnliche Körnchen kommen »nicht selten» im Lumen der Endkapillaren und der grösseren Kanäle vor. Auffallend ist indessen die Übereinstimmung zwischen diesen (gefärbten!) Einlagerungen in den Terminalzellen und den Pigmentkörnern, welche gerade bei dieser Form in grossen Mengen im Epithel und im Körperparenchym vorkommen (vgl. Fig. 13 und Fig. 8 und 9, T. 9 in Langs Arbeit). Wenn sie aber, wie es den Anschein hat, mit diesen Pigmentkörnchen identisch sind, so dürfte man einem zufälligen Vorkommen der gleichen Körner in den Kanälen selbst keine grössere Bedeutung beimessen können. Bei gewissen Tricladen, z. B. bei *Procerodes* (*Gunda*) *ulvae,* sind übrigens die Wassergefässkanäle durch eine dunklere pigmentierung ausgezeichnet. Dies ist offenbar ein Artcharakter ohne grössere exkretionsphysiologische Bedeutung, denn es gibt ja eine grosse Menge pigmentierter Formen, die ein ungefärbtes Gefässsystem besitzen. Solche accessorische Einlagerungen kommen übrigens in allen möglichen Körperteilen vor und können daher nicht als ein Beweis für exkretorische Tätigkeit angesehen werden.

In den allermeisten Beschreibungen über das Wassergefässsystem der Tur-

bellarien wird mehr oder weniger ausdrücklich angegeben, dass in dem Inhalt der Kanäle keine geformten Bestandteile von Exkretnatur vorhanden sind. Vogt und Young (1859) beschreiben die Gefässflüssigkeit als ein »liquid parfaitement clair, homogène sans corpuscules», eine Beschreibung, die für die allermeisten Turbellarien stimmen dürfte. Ich für meinen Teil habe nur bei einer geringen Anzahl von Formen (*Stenostomum*, *Gyratrix*) und mehr zufällig feste Konkremente in den Gefässen beobachtet. In diesen Fällen zeigte es sich, dass *die Konkremente nur innerhalb jenes Teiles des Wassergefässsystems vorkamen, welcher, wie man auf Grund des Ausfalls der vitalen Färbungsversuche vermuten konnte, der Sitz für exkretorisch wirksame Kräfte war.*

Wir gehen schliesslich zu den Exkretprodukten über, welche in den *Wassergefässwänden* vorkommen können, um zu sehen, inwiefern diese als Beweis für exkretorische Funktionen der betr. Teile des Wassergefässsystems gedeutet werden sollen.

Wir haben eben gehört, dass bei *Phaenocora* Exkretansammlungen in der Umgebung der Wassergefässe vorhanden sein und völlig den Eindruck machen können, als lägen sie in den Wänden der Kanäle selbst, die aber, wie eine nähere Untersuchung zeigt, den parencymatischen Geweben der Umgebung angehören.

In anderen Fällen liegen die Exkretkörner vollkommen deutlich in den Kanalwänden eingelagert, wie beispielsweise bei *Stenostomum* und *Gyratrix*. Bei diesen beiden Formen finden wir Konkremente gerade in jenen Teilen des Wassergefässsystems, welche in eminentem Grade die Fähigkeit haben Alizarin zu speichern und auszuscheiden. Die Gefässwände, welche in diesen Partien besonders starkt verdickt sind, enthalten entweder zahlreiche, runde, wasserklare Blasen oder auch Massen von festen, lichtbrechenden Körnchen. Der Zusammenhang zwischen den festen Konkrementen und den Vakuolen geht deutlich aus den Färbungsversuchen hervor. Wir haben gesehen, dass der Alizarinfarbstoff anfangs in gelöster Form in die betreffenden Teile der Gefässwände aufgenommen wird (diffuses Färbungsstadium). Darauf wird er in den Vakuolen gesammelt und in Form von festen Körnern ausgefällt. Schliesslich verbreiten sich diese Körner in dem Protoplasma der Umgebung, wahrscheinlich durch Bersten der Vakuolen. Ebenso wie die Farbenkörner können auch die festen Konkremente entfernt werden (die Art und Weise, wie dies geschieht, ist allerdings nicht näher bekannt). Die auffallende Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen bei der Farbenexkretion und der Bildung und Ausscheidung von festen Konkrementen kann wohl kaum in anderer Weise gedeutet werden, als dass die Wände dieser Teile des Wassergefässsystems speziell die Fähigkeit besitzen, aus den mesenchymatischen Geweben der Umgebung gewisse Exkretprodukte aufzunehmen und diese in fester Form auszufällen.

Auch im distalen Schenkel des Wassergefässsystems bei *Gyratrix* finden wir Anzeichen einer normalenexkretorischen Tätigkeit in der Form von Vakuolen oder Plasmakörnern in den deutlich verdickten Wänden. Die Neutralrotversuche zeigen in der Tat, dass dieser Teil des Wassergefässsystems das Zentrum für die lebhafteste exkretorische Tätigkeit ist.

b. Trematoden.

Die Wassergefässe bei diesen Formen enthalten, wie es scheint, in den allermeisten Fällen grössere oder kleinere Konkremente und weichen dadurch scharf von denen der Turbellarien ab. Ich selbst habe grosse Mengen solcher Konkremente bei *Echinostomum trigonocephalum* und bei *Galactosomum lacteum* (bei dem letzteren ausschliesslich in der Endblase) beobachtet.

Woraus diese Konkremente bestehen ist noch etwas unklar. Die meisten Forscher nehmen an, dass sie aus Calciumkarbonat bestehen, was aus ihrem Verhalten Säuren gegenüber hervorgeht. Bei *Diplostomum volvens* und *D. clavatum* scheinen sie dagegen aus Calciumphosphat zu bestehen (Braun, S. 654). — Bei einigen Verff. treffen wir jedoch andere Angaben. Lieberkühn (vgl. Wagener 1852) extrahierte Endblasen von *Distomum hystrix*, welche normalerweise von einer körnigen weissen Masse erfüllt sind, mit schwachem Ammoniak und erhielt mit der Murexidprobe ein negatives Resultat. Bei Behandlung mit HNO_3 entstand ein gelber Fleck, »welchem man bei der Behandlung des Guanins zu beobachten pflegt». — Willem (1910, S. 13) vergleicht die Wassergefässkörnchen mit den Chloragogenkörnern der Lumbriciden. Er fand, dass sie bei *Distomum clavigerum* in Wasser, Alkohol, Chloroform und Äther unlöslich sind; in konz. HCl sind sie leicht und in geringerem Grade auch in anderen Säuren löslich. Ich glaube, dass die von Willem gefundenen Reaktionsverhältnisse der Annahme, dass die Konkremente aus einer Ca-Vereinigung bestehen sollten, nicht widersprechen.

Man kann sich fragen, wie die Konkremente entstehen. Sind sie Produkte von Stoffen, die durch Abbauprozesse des eigenen Körpers des Tieres entstanden sind oder sind sie körperfremde Abfallsstoffe, welche in gelöster Form mit der Nahrung aufgenommen und aus der einen oder der anderen Ursache ausgefüllt wurden? Auf Grund der parasitischen Lebensweise der Trematoden könnte man nämlich daran denken, dass Abfallsprodukte des Wirtstieres in den Körper des Parasiten übergehen und in demselben gehäuft werden könnten — eine Möglichkeit, die allerdings wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Es ist richtig, dass die Parasiten oft in einem kalkreichen Milieu leben, welches möglicherweise die Bildung derartiger fester Abfallsprodukte begünstigt, aber man findet dieselben oft in grossen Mengen auch in den Wassergefässen der frei lebenden Miracidien. Bisweilen kommen Konkremente auch im Parenchym vor. Solche wurden z. B. bei *Aspidogaster conchicola* in grossen Mengen gefunden. Von den Angiodictyiden sollen sich nach Looss (1902) nur sehr schwer Schnitt- oder Totalpräparate anfertigen lassen, da der Inhalt des blasigen Parenchyms in Form einer grobkörnigen Masse mit kleinen Kristallen und tropfenähnlichen Körpern ausgefällt wird. Ebenso verhalten sich die Amphistomiden.

Mag man nun die Konkremente als körpereigene oder als körperfremde Abfallsprodukte betrachten, jedenfalls muss man annehmen, dass sie durch Ausfällung in den Geweben des Tieres entstanden sind. Wir können uns da fragen, wie die

Konkremente in den Wassergefässen gebildet werden. Offenbar kann man sich wenigstens zwei Möglichkeiten denken: 1) In den terminalen Teilen der Wassergefässe (den Terminalzellen und den feinsten Kapillaren) wird eine sehr verdünnte wässrige Lösung des gleichen Stoffes ausgeschieden, aus dem die Konkremente aufgebaut sind; diese werden weiter unten in den weiteren Kanälen ausgefällt. 2) Die Konkremente werden in den Wänden der Wassergefässe gebildet und darauf in die Kanäle ausgestossen.

Die erstgenannte Deutung ist analog mit der Ludwig'schen Theorie der Nierensekretion, nach welcher, wie bekannt, angenommen wird, dass die Malpighi'schen Körper sowohl Exkretstoffe als auch Vehikelflüssigkeit liefern und dass die Konzentrierung der anfangs sehr verdünnten Flüssigkeit im weiteren Verlaufe der Kanäle in der Weise erfolge, dass von den Wänden der letzteren zunächst Wasser resorbiert wird. Gegen diese Theorie kann, was das Wassergefässsystem betrifft, eingewendet werden, dass es äusserst unwahrscheinlich ist, dass eine so starke Resorbtion von Gefässflüssigkeit, wie sie nach dieser Deutung erforderlich wäre, wirklich stattfindet. In den Endkapillaren und den feineren Gefässen ist die Flüssigkeit in der Regel klar und enthält keine oder nur geringe Mengen von festen Partikeln, in den beiden grossen Sammelgefässen und vor allem in der Blase findet man dagegen auf einmal Massen von Konkrementen. Ebenso wenig wie bei den Turbellarien habe ich im Protoplasmakörper der Wimperzellen bei den von mir untersuchten Trematoden Vakuolen oder Exkretkörner beobachten können. Auch Färbungsversuche zeigten, dass die Terminalzellen bei diesen Tieren ebenfalls keine atrocytären Eigenschaften besassen.

Die zweite Deutung ist daher, wie mir scheint, die wahrscheinlichere. Man findet tatsächlich in den Kanalwänden Körnchen, welche mit denen in der Kanalflüssigkeit übereinstimmen (vgl. Willem 1910, S. 120 und Fig. 8, T. 6). Es ist interessant, dass die Anzahl der Körnchen sowohl in den Kanalwänden als auch in der Kanalflüssigkeit gegen die Blase hin zunimmt. In der Blase von *Distomum clavigerum* fand Willem reichliche Exkretkörnchen; die Epithelzellen, welche die Wand der Blase bilden, enthalten ebenfalls grosse Mengen von Körnchen der gleichen Art. Willem zieht daraus den logischen Schluss: »Il s'ensuit que la »vessie», que des auteurs regardaient comme un simple réservoir de dépôt momentané, se trouve devoir être considérée, de par le contenu de son épithélium, comme la région la plus active de l'appareil excréteur, tout au moins pour ce qui concerne la fraction solide des matériaux excretés» (S. 14). Es ist indessen wahrscheinlich, dass die Konkremente, welche in der Gefässflüssigkeit vorhanden sind, nur teilweise durch Ausstossung von festen Partikeln aus den Gefässwänden gebildet wurden. Wahrscheinlich geht auch eine Sekretion gelöster Abfallsprodukte durch das Kanalepithel vor sich. Man kann sich wohl denken, dass die Exkrettropfen eine konzentrierte Lösung von Stoffen enthalten, welche bei der Sekretion in eine mehr oder weniger feste Form übergehen. Kommen dabei zwei oder mehrere Exkrettropfen mit einander zur Berührung, so wird das dabei entstehende Konkrement offenbar

aus zwei oder mehreren kleinen Körnern zusammengesetzt sein; solche zusammengesetzte Konkremente werden wie bekannt oft unter den einfachen Körnern angetroffen. Man hat auch oft beobachtet, dass die Exkretkörner wie festgekittet an den Wänden sitzen, was ebenfalls für die oben entwickelte Sekretionstheorie spricht. So fand Stafford (1896) in den zwei grossen »Expulsionstuben» bei *Aspidogaster conchicola* feste Körper, von denen ein Teil »clustered on the walls of the vessels» war; dasselbe habe ich bei *Echinostomum trigonocephalum* beobachtet.

Die festen Konkremente in der Blase und in den weiten Sammelröhren werden demnach aller Wahrscheinlichkeit nach zum grossen Teile durch Sekretion von dem sie umgebenden Kanalepithel gebildet. Das Vorkommen von kleineren Exkretkörnern auch in dem eigentlichen Gefässnetz bei vielen Formen spricht indessen dafür, dass auch in diesem eine Sekretion stattfinden kann. Es wäre von besonders grossem Interesse diese Arten in Bezug auf das Verhalten des Wassergefässsystems zu Neutralrot und Alizarin näher zu untersuchen. Infolge der analogen Verhältnisse bei den Cestoden und unter der Annahme, dass die festen Konkremente auch bei diesen Arten aus kalkhaltigen Substanzen bestehen, möchte ich vermuten, dass man gerade bei diesen Formen eine m. a. w. starke Alizarinspeicherung auch in dem *feineren* Gefässnetz finden dürfte. Doch fordern die Verhältnisse bei *Gyratrix*, wo wir gelegentlich eine granuläre Ausfällung in dem *neutralrotspeichernden* Teil des Wassergefässsystems vorfanden, zu einiger Vorsicht auf.

c. Cestoden.

Feste Partikel in der Wassergefässflüssigkeit wurden bei einer Anzahl von hierhergehörenden Formen (*Bothriocephalus punctatus*, *Tetrarhynchus tenuis* u. a.; s. Burian, S. 323) beobachtet. Bei den von mir untersuchten Formen fehlten derartige feste Körner vollständig. Auch die Gefässwände erschienen vollständig hyalin, ohne feste Partikel. Es ist interessant, dass statt dessen das Parenchym bei den Cestoden desto grössere Mengen solcher Abfallsprodukte in Form der früher behandelten Kalkkörper enthält; bei den Trematoden sind ja umgekehrt die Wassergefässe reich an Konkrementen, das Parenchym dagegen ist arm an solchen, wenn sie auch bei einer Anzahl von Formen relat. häufig auch in den Parenchymzellen vorzukommen scheinen (s. oben).

Was die chemische Zusammensetzung der Wassergefässflüssigkeit bei den Cestoden anbetrifft, so besitzen wir darüber nur eine alte Angabe von Sommer (1874). Er fand, dass der Gefässinhalt von Taenien bei Alkoholzusatz koaguliert und sich aus den Proglottiden »wie das Mark aus einem Hollunderzweige» (!) auspressen lässt. Ferner erklärt Sommer, dass er bei chemischer Untersuchung fand, dass diese Masse aus Substanzen bestehe, welche Xanthin oder Guanin sehr nahe stehen. Diese Angaben sind wohl, wie Burian (l. c., S. 328) bemerkt, ziemlich wertlos. In den Schnittpräparaten von Taenien (vorausgehende Alkoholbehandlung!), die zu untersuchen ich Gelegenheit hatte, habe ich keine Fällungen in den Wassergefässen

beobachtet. Ferner sind Xanthin und Guanin in Wasser schwer löslich und sollten daher schon bei den lebenden Tieren zum grössten Teile ausgefällt sein (wenn man nicht die Gegenwart von Schutzkolloiden annehmen wollte). Es kann daher kaum als bewiesen gelten, dass die Wassergefässflüssigkeit bei den Cestoden in gewöhnlichen Fällen nennenswerte Mengen von Exkretionsprodukten enthält. Man hat allerdings viele Male die Hypothese aufgestellt, dass zwischen den Kalkkörpern in Parenchym und dem Inhalte des Wassergefässsystems ein Zusammenhang bestehe (siehe die Historik in Braun S. 1265—1266). Alle die Beobachtungen, auf welche man früher diese Ansicht stützen zu können glaubte (z. B. dass die Kalkkörper in besonderen Anschwellungen der Endzweige der Wassergefässkanäle liegen sollten), erwiesen sich jedoch bei näheren Untersuchungen als unsicher oder unrichtig. Braun fasst daher die Resultate der Untersuchungen auf diesem Gebiete folgendermassen zusammen: »Wir müssen demnach wohl als sicher ansehen, dass die Kalkkörperchen bei den Cestoden in keinen Beziehungen zu den Exkretionsorganen stehen, auch nicht in diesen entstehen, sondern einfach in blasenförmigen Lücken des Parenchymgewebes liegen« (S. 1266). — Man hat auch die Möglichkeit erwogen, dass die Kalkkörper sekundär aufgelöst werden können und dass die Lösungsprodukte durch die Wassergefässe abgeführt werden. Irgendwelche feste Anhaltspunkte für diese Ansicht scheinen ebenfalls nicht vorzuliegen und die Fakta, welche herangezogen wurden, z. B. dass die älteren Proglottiden im allgemeinen (relativ?) ärmer an Kalkkörpern sind als die jüngeren, können auch in anderer Weise gedeutet werden.

Wir besitzen einige andere Angaben, welche in diesem Zusammenhang von Interesse sein können. Die eine Angabe betrifft den bekannten Fall der Taenia bei einem Schlächtergesellen, der eine Quecksilberbehandlung durchgemacht hatte (siehe Braun S. 1272); das Tier erwies sich als grau gefärbt, infolge von fein verteilten Tropfen irgendeiner Quecksilbervereinigung. Besonders stark angehäuft waren die Tropfen in den Wänden der Testis, in den Vasa efferentia, im Vas deferens und in der Vagina. Aber auch die inneren, kleinen Longitudinalgefässe waren nach einer Angabe von Blochmann (s. Braun l. c.) gefärbt. Dieser Forscher hat auch über einige weitere Fälle berichtet, wo Taenien von Menschen Pigmentablagerungen auf den gleichen Organen hatten; diese waren bei den letzteren Fällen wahrscheinlich durch Eisenvereinigungen verursacht worden, welche von Eisenpräparaten herstammten, die von den betreffenden Personen eingenommen worden waren. — Die Speicherung der fremden Stoffe im Körper des Tieres spricht wohl eher dafür, dass sie nicht abgeführt werden. Allerdings waren die Wassergefässe gefärbt, aber, wie es scheinen will, bedeutend schwächer als z. B. die Samenleiter, welche man ja nicht als exkretorische Organe in des Wortes eigentlicher Bedeutung zu betrachten pflegt. Eigentümlich ist es, dass die Kalkkörper nach Blochmann nicht gefärbt waren, wie man erwartet haben würde. Dies kann eventuell so gedeutet werden, dass die körperfremden Stoffe infolge ihres neutralen oder im allgemeinen zu Reaktionen nicht geeigneten Charakters an die Substanz, aus der die Kalkkörper entstehen, nicht gebunden werden konnten.

Die Vitalfärbungsversuche (S. 177) ergeben, dass bei den Cestoden wahrscheinlich in keinem Teile des Wassergefässsystems saure Reaktionsverhältnisse herrschen. Unter diesen Umständen sollten die Exkretstoffe, vorausgesetzt dass sie den gleichen Charakter haben wie bei den Trematoden, leicht in den Kanälen ausgefällt werden. Es erscheint mir daher sehr wahrscheinlich zu sein, dass die Exkretprodukte, welche bei den *Trematoden* in fester Form durch das Wassergefässsystem abgesondert werden, bei den *Cestoden* zum grösseren Teile in Form von Kalkkörpern (welche ja wahrscheinlich auch andere Abfallsprodukte als Kalk enthalten!) im Parenchym gespeichert werden (vgl. auch die Übereinstimmung der chemischen Reaktionsverhältnisse!) Dass die gleichen Stoffe durch das Wassergefässsystem der Cestoden abgesondert werden können geht jedoch aus zahlreichen Beobachtungen hervor. VAN BENEDEN und FRAIPONT teilen u. a. mit, dass in den Gefässen bei *Bothriocephalus punctatus* und *Tetrarhynchus tenuis* reichlich feste kleine Körner vorkommen. Die Alizarinversuche sprechen ebenfalls vollkommen deutlich dafür, dass eine Sekretion im Wassergefässsystem vor sich geht wenn auch nicht so stark wie bei den Trematoden. Da trotzdem in der Regel feste Körner fehlen, so muss man wohl annehmen, dass das Sekret nur geringe Mengen der Substanz enthält, aus der die festen Konkremente bestehen. Man hat bisweilen beobachtet, dass die Wassergefässflüssigkeit aus den Foramina secundaria in Form von Tropfen ausgepresst wird, welche sich jedoch nicht sogleich mit dem äusseren Medium mischen, sondern an den Wassergefässporen hängen bleiben. Dies deutet an, dass die Wassergefässflüssigkeit eine gewisse Viskosität besitzt, welche mit dem von den Wassergefässen abgegebenen Sekret in Zusammenhang gebracht werden kann. Dieses besteht offenbar aus einem kolloidartigen Stoffe, der möglicherweise durch Verschleimung der inneren Teile des Kanalepithels gebildet wurde, wofür ja die Färbbarkeit mit Alizarin zu sprechen scheint[1]. Oder man könnte an einen Zusammenhang mit den Kalkkörpern denken, welche ja ebenfalls durch Alizarin stark gefärbt werden. Deutliche Korrosionsphänomene beobachtet man jedoch gewöhnlich nicht an ihnen. Die starke Speicherung derartiger Körper im Parenchym spricht auch dafür, dass sie hauptsächlich definitive Depots von Abfallsprodukten sind. Ein kleiner Teil der Stoffe, aus denen die Kalkkörper entstehen, könnte allerdings durch das Wassergefässsystem abgesondert werden.

d. Nemertinen.

Bei *Carinella* und *Drepanophorus* sollen nach BÜRGER (1897) Exkretionsprodukte durch die Terminalzellen abgesondert werden, welche nach diesem Verf. mit Konkrementen erfüllt sind; solche Konkremente sollen indessen, wenn auch weniger dicht, auch in den Kanalwänden vorkommen. Da die Terminalzellen bei diesen Formen in innigem Kontakt mit den Blutgefässen stehen, ist es möglich, dass hier

[1] Alizarin färbt wie bekannt mit Vorliebe Schleimdrüsen und Schleimsekret, was mit der *alkalischen* Reaktion derselben zusammenhängt.

hinsichtlich der Exkretionsphysiologie besondere Verhältnisse vorliegen. Ich habe bei den von mir untersuchten *Tetrastemma*-Arten überhaupt keine Wimperzellen angetroffen und kann daher nicht sagen, ob Konkremente in den Terminalzellen vorkommen oder nicht. In den Wänden der Kanäle habe ich am Schnittpräparat keine Konkremente finden können. Wie Burian (S. 333) bemerkt, deuten indessen die Verhältnisse bei *Carinella*, wo die Wassergefässwände aus cylindrischen oder kubischen Zellen gebildet werden, welche Konkremente enthalten, an, dass die Kanalwände an der Abscheidung von Exkretionsprodukten teilnehmen. Eine noch deutlichere Sprache sprechen die Färbungsversuche (vgl. das oben Gesagte). Es dürfte daher in der Tat kaum bezweifelt werden können, dass der eigentliche Exkretionsprozess auch bei den Nemertinen in das Kanalepithel verlegt ist.

e. Rotatorien.

Bei den von mir untersuchten Formen wurden keine festen Partikel oder Vakuolen in den Wimperzellen angetroffen. Der Protoplasmakörper derselben ist wohl meistens zu unbedeutend entwickelt, als dass er grössere Mengen solcher Einschlüsse enthalten könnte. Zu dem gleichen Resultat kommt Willem in Bezug auf *Asplanchna priodonta*: ». . . vacuoles sont rares et très petites dans le culot portant la flamme vibratile, absentes dans la paroi du tube» (S. 24). Die geräumige Körperhöhle wird von den verzweigten Ausläufern von Zellen durchgezogen, welche in Verbindung mit den Terminalzellen stehen. Gast (1900) sah in diesem Zellgewebe — Exkretionsgewebe, wie er es nannte — bei *Apsilus vorax* Vakuolen und Körner und konnte einen Transport von Körnern von einer Zelle zur andern mit dem Protoplasmastrom beobachten. Er ist der Ansicht, dass die Körner auf diese Weise zu den Terminalzellen transportiert würden, in denen er ähnliche Körper fand, und daselbst zur Abscheidung kämen. Eine solche Abscheidung von Körnchen durch die Wimperzellen ist jedoch meines Wissens bisher nicht beobachtet worden und feste Körner scheinen in der Wassergefässflüssigkeit bei den Rotatorien nicht gefunden worden zu sein. Auch wenn ein Körnchentransport in dem genannten »Exkretionsgewebe» zu den Wimperzellen denkbar ist, so braucht dies keineswegs zu beinhalten, dass von den letzteren Sekret abgegeben wird. Es ist auch denkbar, dass die Körner von den Wimperzellen zu den mit diesen verbundenen Kanalepithelzellen weitertransportiert werden und erst durch diese (in gelöster Form) in die Kanalflüssigkeit abgesondert werden. Feste Körner kommen nämlich nicht selten, wenn auch spärlich, in den drüsenartigen Teilen des Wassergefässsystems vor. Auch bei Vitalfärbungsversuchen bildeten sich gefärbte Tropfen in den entsprechenden Partien, aber nicht in dem Plasmakörper der Terminalzellen. Möglicherweise deutet die starke Färbbarkeit des Darmkanals mit Vitalfarbstoffen darauf hin, dass der Darm auch bei diesen Formen das eigentliche Exkretionsorgan darstellt. Eine exkretorische Wirksamkeit der Zellen des Darmepithels wurde auch bei *Hydatina senta* nachgewiesen (vgl. Willem 1910, S. 27).

f. Zusammenfassung.

Ein Vergleich zwischen den Resultaten der Färbungsversuche und unserer, wenn auch mehr oder weniger unsicheren Kenntnis der normalen Exkretionsprodukte und der Art ihrer Abgabe, welche wir uns in dem Angeführten zu verschaffen suchten, ergibt, dass die Schlüsse, welche auf Grund der Farbenexkretion gezogen werden können, auch für die normale Exkretion Geltung haben können.

Es ergab sich, dass das Wassergefässsystem besonders bei den *Trematoden* und bei den *Nemertinen* von grosser Bedeutung für die Exkretion sein dürfte; bei den *Rhabdocölen* treffen wir kompliziertere Exkretionsverhältnisse an, bei denen das Wassergefässsystem oft einen wichtigen Anteil hat. Bei den *Turbellarien* spielen sonst im allgemeinen nicht-emunktorielle Exkretionsarten (vor allem die Darmexkretion) eine weitaus grössere Rolle. Bei den *Cestoden* werden die Exkretionsprodukte hauptsächlich in Form von »Kalkkörpern» im Parenchym gespeichert. Auch bei den *Rotatorien* spielt das Wassergefässsystem wahrscheinlich eine untergeordnete Rolle für die eigentliche Exkretion; vermutlich wird sich bei fortgesetzten Untersuchungen ergeben, dass bei diesen Formen die Darmexkretion von recht grosser Bedeutung ist; dafür sprechen die starken atrocytären Eigenschaften des Darms.

In den Fällen, wo die Bedeutung des Wassergefässsystems als Ausscheidungsorgan für Abfallsprodukte klargelegt ist, finden wir, dass die exkretorische Funktion in die Epithelschicht der Kanäle oder in drüsenartigen Zellen mit atrocytären Eigenschaften verlegt ist, die sich an die Kanäle anschliessen. Dagegen haben die Terminalorgane sicherlich mit der Abscheidung der eigentlichen Exkretprodukte nichts zu schaffen (ausgen. bei den *Nemertinen*?).

Die exkretorische Funktion des Kanalepithels kann grosse Unterschiede aufweisen. Einmal finden wir, dass die Exkretion auf eine mehr oder weniger scharf begrenzte Partie des Kanalsystems konzentriert ist, welche dann nachweisbar eine andere Struktur hat als der übrige Teil (*Stenostomum*, *Gyratrix*, *Trematoden*, *Rotatorien*); ein andermal scheint das Epithel in allen Teilen des Kanalsystems bis zu seinen Mündungsporen an der Exkretion teilzunehmen (*Nemertinen*) oder es fehlt wenigstens eine stärkere Konzentration des exkretorisch wirksamen Teiles (*Tricladen*, *Cestoden*).

Nicht selten finden wir eine funktionelle Verteilung der Sekretion, die sich darin äussert, dass Exkretstoffe in schwach *saurer* Lösung durch das eigentliche Wassergefässnetz, in *alkalischer* durch die Endstämme und die Endblase (*Galactosomum*) oder Endampullen (*Gyratrix*) abgegeben werden. Im ersteren Falle kommen die Exkretstoffe in der Wassergefässflüssigkeit gelöst vor, im letzteren Falle bilden sie dagegen leicht Ausfällungen. Der Zweck einer solchen Reaktionsverteilung könnte vielleicht darin bestehen, dass die feineren Wassergefässkapillaren nicht von den festen Exkretprodukten verstopft werden, die sonst (d. h. bei alkalischen Reaktionsbedingungen) dort gebildet werden könnten. Die Bedeutung dieses Verhältnisses ist umso grösser je mehr das Wassergefässsystem für die Exkretion in Anspruch genommen wird (vgl. die oben erwähnten Formen mit *Uteriporus*, *Procerodes* und den *Cestoden*).

3. Vergleich mit dem Solenocytennephridium. Willem's Theorie.

Es ist von grossem Interesse, die Resultate, zu denen ich hinsichtlich der Physiologie des Wassergefässsystems gekommen bin, mit den Untersuchungen Goodrichs (1899) über die sogen. Solenocytennephridien bei gewissen Anneliden zu vergleichen. Wie bekannt werden diese Solenocytennephridien als eine Art Zwischenform zwischen den »Protonephridien», oder dem Wassergefässsystem der Plathelminthen, und den Metanephridien der Anneliden aufgefasst. Dem Solenocytennephridium schliesst sich bei Glyceriden und Nephtyiden ein Ciliophagocytärorgan an, welches aus zwei Teilen besteht: dem eigentlichen Ciliarorgane und dem Nephridialsack. Der erstere (ein umgewandelter Genitaltrichter) öffnet sich in den Nephridialsack, der den Nephridialkanal dicht anliegt, ohne mit diesem zu kommunizieren. Die Nephridialwand besteht aus einer plasmatischen Masse ohne Zellgrenzen; sie ist durchsetzt von sekundären Kanälen und Erweiterungen derselben, Kammern, welche von dem Hauptkanale ausgehen. In dieser Plasmamasse fand Goodrich kleinere und grössere Granula und Tropfen, welche er als Exkretionsprodukte betrachtet. Nach Injektion von Karminpulver in die Leibeshöhle gewisser *Glycera*-Arten sah er, dass sich der Nephridialsack mit den festen Karminkörnern füllte. In der Plasmamasse des Nephridialsacks fand er gelöstes Karmin an den gleichen Stellen, wo die gelben Tropfen liegen. Er führt dies auf die geringe Quantität Karmin zurück, welche in der Leibeshöhle gelöst wurde. Das interessanteste von Goodrichs Versuchsresultaten scheint mir zu sein, dass die *Solenocyten* — also Gegenstücke zu den Wimperzellen des Wassergefässsystems — *niemals gefärbt wurden.* Goodrich vergleicht sie daher in funktioneller Hinsicht mit den Malpighi'schen Körperchen in der Vertebratenniere (nach der Heidenhain'sche Theorie): *sie geben Vehikelflüssigkeit ab, aber keine Exkretionsprodukte.*

Willem (1910) hat eine Theorie über die Entwicklung der exkretorischen Funktionen des Wassergefässsystems aufgestellt, der wir schliesslich einige Zeilen widmen müssen. Er stellt sich vor, dass die Entwicklung eines Wassergefässsystems bei den Cölenteraten in Zusammenhang mit dem Auftreten einer Zwischenschicht (dem Mesoderm) zwischen den beiden ursprünglichen Keimblättern stehe. Diese konnten vom Anfang an ihre Exkretionsprodukte direkt abgeben. Bei der Bildung der Mittelschicht wird die innere exkretorische Fläche verringert. Statt dessen entwickeln sich die exkretorischen Funktionen des Ektoderms. Lokale Einstülpungen desselben ins Mesoderm erleichtern die Exkretion. Die Terminalzellen des gebildeten Kanalsystems bereiten sich ein Organ, das den Flüssigkeitsstrom in die Kanäle treiben kann; das sind die Wimperflammen. Die Wimperzellen dienen anfangs als Exkretionszellen. Auf diesem Stadium stehen noch die Polycladen. Höher oben (von den Trematoden an) verlieren die Terminalzellen ihre exkretorische Funktion und werden zu einer Art Filtrierapparat umgebildet, durch welchen die hypertonische Körperflüssigkeit in die Kanäle hineingesaugt wird. Die eigentlichen Ex-

kretionsprodukte werden nunmehr nur von den Kanalzellen abgegeben. Am besten ausgebildet finden wir diesen Entwicklungstypus des »Solenocytennephridiums» bei den Rotatorien und den Glyceriden. Im Zusammenhang mit der Entstehung einer Leibeshöhle bei den Anneliden macht dieser Nephridientypus eine wesentliche Veränderung durch. Von der Cölomwand wird ein Trichter ausgebildet, der mit dem Nephridium zusammenwächst (*Goniadidae*) und sich schliesslich in dessen Höhlung öffnet. Das Protonephridium ist in das gegen die Leibeshöhle zu offene Metanephridium übergegangen. — In dem letzten Teile seiner Theorie schliesst sich somit Willem vollkommen an Goodrich an.

Was für eine Ursache vorlag, dass überhaupt bei den Plathelminthen ein Wassergefässsystem zur Ausbildung kam, wissen wir nicht. Der Gedankengang, den Willem in dieser Frage entwickelt, erinnert in vielen Punkten an die von Lang aufgestellte Hypothese. Dass die Entstehung des Wassergefässsystems mit der Entwicklung einer Mesodermschicht und mit der Vermehrung der Dissimilation in Zusammenhang stehen sollte, lautet in erster Hand sehr wahrscheinlich. Die physiologischen Untersuchungen führen indessen, wie wir gesehen haben, zu einem anderen Resultate. Bei den Turbellarien, welche wohl, wie man annimmt, dem Urplathelminthentypus am nächsten stehen, können wir in vielen Fällen keine besonders ausgeprägten exkretorischen Funktionen des Wassergefässsystems nachweisen. Es dient vielmehr weiterhin der Darm wie bei den Cölenteraten als das wichtigste Exkretionsorgan. Dies ist auch dort der Fall, wo das Wassergefässsystem am besten entwickelt ist. Bei der Mehrzahl der Polycladen fehlt dieses Organ oder ist wenigstens sehr schwach entwickelt, trotz ihrer oft bedeutenden Körpergrösse und trotz des mächtigen Parenchyms; ein als Ersatz dienendes Exkretionsgewebe scheint nicht ausgebildet worden zu sein. — Auch die Frage, wie das Wassergefässsystem der Turbellarien gebildet wird, ist noch unaufgeklärt. Die Hypothese, dass es durch Einstülpungen vom Ektoderm aus entstehen sollte, erscheint mir sehr zweifelhaft. Embryologisch gibt es meines Wissens nichts anderes, was für dieselbe spricht, als Lang's Beobachtungen an *Discocoelis tigrina*, über die er jedoch selbst nur mit grösster Reservation berichtet. Bei den *Tricladen* wird nach meinen eigenen Beobachtungen das Wassergefässsystem auf alle Fälle nicht durch Einstülpung des Ektoderms angelegt. Wir gehen indessen nicht weiter auf diese Fragen ein, da es gegenwärtig unmöglich ist sie zu beantworten.

Der Kernpunkt in der Überlegung Willems ist der, dass in den Funktionen des Wassergefässsystems eine Differenzierung eingetreten sein soll. Die Terminalzellen, die anfangs ein Exkretionsorgan waren, sind zu Filtrationsapparaten für die Körperflüssigkeit geworden — »fonction aquifère» nach Willem — und die exkretorische Funktion — »fonction dépuratrice» — ist ausschliesslich von den Kanalwänden übernommen worden. Die ursprünglichen Verhältnisse findet Willem bei den Polycladen repräsentiert, hinsichtlich derer er die Beobachtungen Lang's an *Thysanozoon* heranzieht. Wir haben indessen gefunden, dass man in der Tat nicht die geringsten Beweise dafür hat, dass die Terminalzellen hier Exkretionsprodukte

an die Kanäle abgeben. Es dürfte sich damit hier ebenso verhalten wie bei den Turbellarien im allgemeinen. Ausgehend von unserer Kenntnis, die wir über den Exkretionsmechanismus bei diesen Formen gewonnen haben, können wir sagen, dass das Wassergefässsystem schon bei den ursprünglichsten Formen die Verteilung in der Funktion zeigt, die wir höher oben, z. B. bei den Rotatorien, finden, dass m. a. W. die *Exkretion*, wo eine solche vorkommt, in die *Kanäle* verlegt ist, während die Terminalzellen wahrscheinlich nur Vehikelflüssigkeit liefern.

Ich kann schliesslich nicht umhin darauf hinzuweisen, dass Willem in der Tat der erste ist, der der Ansicht Ausdruck gegeben hat, dass die exkretorische Funktion in das Kanalepithel verlegt ist und, wenigstens bei den höheren Plathelminthen, nicht durch Terminalzellen stattfindet, wie man meistens geneigt ist anzunehmen. Leider haben die Gesichtspunkte Willem's nicht die Beachtung gewonnen, welche sie verdienen. Sogar in der modernen, zusammenfassenden Arbeit Burian's findet man sie nicht mit einer einzigen Zeile erwähnt! Statt dessen lesen wir hier S. 331—32): »Bei den Plathelminthen und den Rotatorien sind es zweifellos die Terminalzellen, die sowohl das wässerig-salinische Ausfuhrvehikel, wie auch die spezifischen Exkretstoffe in das Lumen der emunktoriellen Kanäle hinein absondern. . . . Im Gegensatz zu den Terminalzellen scheinen die Kanäle der Wassergefässsysteme lediglich als Ableitungswege zu fungieren.«

4. Über die Funktionen des Wassergefässsystems. Versuch einer Deutung.

Wir haben oben gehört, dass das Wassergefässsystem als ein Exkretionsorgan fungieren kann. Es ergab sich jedoch, dass diese Funktion in vielen Fällen nur von untergeordneter Bedeutung ist. Dies gilt besonders für gewisse Turbellarien (z. B. *Dendrocoelum*). Aus diesem Umstande dürfte hervorgehen, dass man die Entstehung und die Gegenwart des Wassergefässsystems dadurch nicht *vollständig* erklären kann, dass man auf die exkretorische Aufgabe hinweist, die es zu erfüllen haben sollte. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat man sogar die Hauptfunktion des Wassergefässsystems in anderer Richtung zu suchen.

Es liegt nahe, dabei von unserer Kenntnis über die Beschaffenheit der Gefässflüssigkeit auszugehen. Diese Flüssigkeit besteht sicherlich hauptsächlich aus Wasser, welches von den Geweben der Umgebung aufgenommen wurde.

Was für eine Rolle kann ein solcher Wassertransport für das Tier spielen? Man hat bisweilen geltend machen wollen, dass ein solcher Transport dazu beitragen sollte, das Tier in vollständigerer Weise mit Sauerstoff zu versehen, dass also das Wassergefässsystem neben seiner exkretorischen Wirksamkeit als eine Art kombiniertes Atmungs- und Zirkulationsorgan dienen sollte. Man kann jedoch nicht sagen, dass diese Erklärung eine grössere Tragweite habe. Der geringe Sauerstoffbedarf und die oft minimale Körpergrösse der hierhergehörigen Tiere macht ein solches Atmungsorgan ziemlich unnötig. Wir haben gesehen, dass das Wassergefässsystem bei den

relativ grossen Polycladen fehlt oder sehr unvollständig ausgebildet ist, während die kleinen Rhabdocölen ein besonders wohl ausgebildetes Wassergefässsystem besitzen. Die Cestoden, welche in einem beinahe sauerstoffreien Medium leben, besitzen ein ausserordentlich reiches Wassergefässnetz, welches ebenfalls nicht in höherem Masse der Exkretion zu dienen scheint; die Atmung ist wahrscheinlich bei diesen Tieren intramolekulär wie bei den ebenfalls parasitischen Ascariden (Weinland).

Ich stelle mir vor, dass *die ursprüngliche und eigentliche Aufgabe des Wassergefässsystems die Regulation des Wassergehaltes des Körpers und des osmotischen Druckes ist*[1]. Ich will im Folgenden diese Auffassung durch einige Beispiele beleuchten.

Bei einem eben gefütterten *Dendrocoelum* findet man oft den Darm und seine Divertikel blasengleich ausgespannt durch das Wasser, welches mit den festen Nahrungspartikeln aufgenommen wurde. Dieser Füllungszustand währt in der Regel nur eine kurze Weile; dann nimmt der Darm wieder seine ursprüngliche Form an. Das Wasser muss demnach abgeflossen sein. Dies kann nicht durch die Mundöffnung erfolgt sein, denn nach aussen gerichtete Flimmerströme im Darm oder im Pharynx gibt es nicht, und zu einer aktiven Kontraktion des Darms kommt es erst im Zusammenhang mit der Defäkation. Man muss also voraussetzen, dass das Wasser in das Darmsyncytium aufgenommen und darauf an das Parenchym abgegeben wurde. Wie früher hervorgehoben wurde (siehe Teil I), zeigen die Darmzellen tatsächlich während der Digestion eine bedeutende Volumsvergrösserung durch die Wasseraufnahme und füllen schliesslich unter Bildung eines Syncytiums beinahe das ganze Darmlumen aus. Der Überschuss an Wasser im Parenchym muss durch das Wassergefässsystem entfernt werden. Wahrscheinlich sind es dabei in erster Linie die Wimperzellen, welche das Wasser aufnehmen und abgeben. Man kann sich vorstellen, dass dieser Drainierungsprozess durch eine Saugwirkung der Kanäle erleichtert wird, deren Inhalt ständig abgeführt wird, einerseits durch die Wirksamkeit der Wimperflammen, anderseits durch Druckwirkungen bei geringeren lokalen Kontraktionen der Wassergefässkanäle.

Auch bei den Rhabdocölen kann man leicht beobachten, wie der Darm sich bei der Nahrungsaufnahme mit Wasser füllt, wenn man es mit einer grösseren Form zu tun hat, wie z. B. *Phaenocora* oder *Mesostoma*. Besonders bei der erstgenannten Form wird der Darm dabei so sehr gespannt, dass die Tiere wie kleine Kugeln aussehen. Auch bei den kleineren Rhabdocölen habe ich oft beobachtet, dass sie auf diese Weise durch das Wasser aufgeschwellt sind, welches sie mit der Nahrung aufgenommen haben. Bei gewissen Formen, z. B. bei *Stenostomum*, *Microstomum* u. a. finden wir im Pharynx einen starken, nach innen gerichteten Flim-

[1] Es kann eingewendet werden, dass auch die Ausscheidung des Wassers eine Art exkretorischer Tätigkeit sei. Dies ist allerdings richtig, in dem eingeschränkteren Sinne, in welchem der Exkretionsbegriff hier verstanden wird, ist aber nur die Ausscheidung der im Körper gebildeten dissimilatorischen Abfallsprodukte, also der eigentlichen Exkretstoffe, gemeint. Übrigens scheint es, dass die *Wasserausscheidung* durch das Wassergefässsystem manchmal eher den Charakter einer passiven Filtration als eines aktiven Ausscheidungsprozesses hat.

merstrom. Wahrscheinlich wird auch dadurch Wasser aufgenommen. Ich habe *Stenostomum* in feinen, nahrungsfreien Karminsuspensionen gehalten und konnte nach einer Weile in vielen Fällen grössere oder kleinere Klumpen oder Ballen von Karminkörnern im Darm konstatieren. Die Körner können wohl kaum auf aktivem Wege von den Tieren aufgenommen worden sein. Auch bei anderen Formen dürfte das Wasser rein passiv in den Darm hineinkommen, besonders wenn die Tiere umherschwimmen. Sie halten nämlich dabei den Mund oft offen, wie aus einer kleinen interessanten Beobachtung von M. S. Schultze (1831, S. 45) hervorgeht: »Sind die Thiere (*Derostomum Schmidtianum* — *Phaenocora unipunctata* Örst.) nicht durch ein Deckgläschen gedrückt und ist der Tropfen Wasser, welcher sie umgiebt, nicht zu niedrig, so beginnen sie alsbald ihre gewohnten schnellen Bewegungen, und *zugleich mit dem Eintritt derselben öffnet sich auch der Schlund, um den durch den Wimperstrudel* einströmenden Nahrungsmitteln freien Durchgang zu gestatten».

Es ist offenbar, dass grosse Mengen von Wasser ständig auch durch die äussere Körperbedeckung in das Tier hineinkommen. So fand z. B. Löhner bei seinen Vitalfärbungsversuchen, dass die gefärbten Blasen rasch durch ungefärbte ersetzt werden, welche zuerst unter dem Körperepithel auftraten und dann unter Volumszunahme in das Parenchym hineinwanderten, von wo aus sie in der gleichen Weise entfernt wurden wie die gefärbten Blasen. Auf diese Weise geht ein ständiger Wasserstrom durch das Körperepithel in das Parenchym hinein. Auch bei den übrigen Turbellarien findet offenbar ein solches gleichmässiges Einströmen von Wasser durch die äussere Körperbedeckung statt. Bei diesen Tieren ist indessen ein besonderer Apparat ausgebildet, der das Wasser ableitet und abgibt — das Wassergefässystem.

Bei den *Trematoden*, welche von dünnflüssiger Nahrung, von Blut, Lymphflüssigkeit u. dgl. leben, muss die wasserabgebende Funktion des Wassergefässystems offenbar von grösster Bedeutung sein.

Von noch grössere Bedeutung muss dieser wasserregulierende Apparat bei den *Cestoden* sein, die ja ihre ganze Nahrung in flüssiger Form und zwar ausschliesslich mit dem die äussere Körperbedeckung passierenden Flüssigkeitsstrom aufnehmen. Mit den gelösten Nahrungsstoffen wird zweifellos eine grosse Menge Wasser aufgenommen, welches durch das Wassergefässystem ausgeschieden wird. Tatsächlich erreicht ja auch das Wassergefässystem bei diesen Formen seine stärkste Entwicklung. Dies dürfte seinen Grund weniger in der parasitischen Lebensweise an und für sich haben (zahlreiche parasitische Turbellarien besitzen kein Wassergefässystem, ebenso im allgemeinen die Acanthocephalen), sondern vielmehr darauf beruhen dass die gelösten Nahrungsstoffe sehr verdünnt sind.

Bei den im allgemeinen mit einer Schale umgebenen *Rotatorien* dürfte die Wasseraufnahme durch die äussere Körperbedeckung kaum eine grössere Rolle spielen. Dagegen gelangen sicherlich sehr bedeutende Quantitäten Wasser durch die kräftige orale Flimmerwirksamkeit in den Darm. Bei diesen lebhaften Tieren spielt die ständige Durchspülung mit Wasser sicherlich auch bei der Atemwirksamkeit eine

grosse Rolle. Man findet auch, dass die Rotatorien für Sauerstoffmangel im Wasser bedeutend empfindlicher sind als einige andere mit Wassergefässen versehene Formen.

Bei diesen Tieren besitzen wir in den Kontraktionen der Blase einen direkten Masstab für die Grösse der Quantitäten Wasser, welche durch das Gefässsystem abgeschieden werden. Da die Blase in den Darm (die »Kloake») mündet, könnte man sich allerdings denken, dass ein Teil des Wassers bei der Erweiterung der Blase durch den Anus und die Kloake in die Blase hineingesaugt werden könnte[1]. Dies ist indessen nicht der Fall, wie ich mich durch folgenden einfachen Versuch überzeugt habe.

Ich liess eine Anzahl *Euchlanis triquetra* Ehrbg und *Rattulus cylindricus* Imhof mehrere Stunden lang in einer Karminsuspension verweilen. Im Darm und in der Kloake wurden grössere und kleinere Karminansammlungen beobachtet, dagegen nicht in der Blase. — Auch entsprechende Versuche mit Karminsuspensionen ergaben das gleiche Resultat.

Bei einem anderen Versuche wurde eine starke Kongorotlösung verwendet, in welcher die Tiere (*Euchlanis triquetra*) 24 Stunden lang verblieben. Nach dieser Zeit war der ganze Darmkanal (auch der Kieferapparat) stark rot gefärbt; dagegen waren sowohl die Blasenflüssigkeit als auch die Wände der Blase vollkommen ungefärbt. Auch das Wassergefässsystem und die Körperflüssigkeit waren vollständig ungefärbt. Die Tiere waren bei bestem Wohlbefinden und zeigten kräftige Kontraktionen der Blase. Einige Tiere wurden bei schwachem Deckglasdruck unter Zusatz einiger Tropfen starker Farblösung untersucht, bis sie intensiv gelb gefärbt waren. Ein Einströmen von Farbpartikeln in die Blase oder eine Lösung von solchen Partikeln daselbst konnte nicht beobachtet werden. In der Diastole unterschied sich die Blase durch ihren wasserklaren Inhalt scharf von der intensiv gefärbten Lösung in der Umgebung des Tieres. Bei den Kontraktionen der Blase konnte jedesmal sehr schön beobachtet werden, wie plötzlich ein heller Strahl aus der Analöffnung des Tieres hervorschoss, worauf die Farbflüssigkeit sich sogleich wieder ringsum den Körper schloss. Da eine ähnliche pulsierende Wassergefässblase bei den Trematoden vorkommt, habe ich die gleichen Versuche auch mit einer *Distomum*-Art gemacht, die in *Bithynia tentaculata* angetroffen wurde. Bei Kontraktionen der Blase bemerkte man auch hier eine schwache Aufhellung der Farblösung. Da das Volumen der Blase hier bedeutend kleiner ist als bei *Euchlanis* und die Kontraktionen langsamer verlaufen, trat das Entleerungsphänomen lange nicht so deutlich hervor wie bei dem früheren Falle. Die Blasenflüssigkeit war vollständig ungefärbt. — Ich versuchte zu konstatieren, ob sich eine Veränderung der Farbe von Kongorotlösung konstatieren liesse, welche eine saure Reaktion der Gefässflüssigkeit andeuten könnte (Kongorot wird bei saurer Reaktion blau). Weder *Euchlanis* noch *Distomum* zeigten

[1] Bei *Brachionus militaris* Ehrbg will Kohn beobachtet haben, dass bei Zusatz einer geringen Menge Indigo zum Wasser feine Farbpartikel in die Kloake und in die kontraktile Blase hineingezogen und dann auf dem gleichen Wege wieder ausgestossen wurden (zit. n. Hudson und Gosse, Suppl. S. 52).

eine solche Veränderung der Farbe. Auch in Neutralrot-, Lackmus- und Methylorangelösungen fehlte ein Farbenumschlag.

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, dass *die Blasenflüssigkeit ausschliesslich durch Abscheidung vom Wassergefässsystem gebildet wird.* Die Anzahl der Blasenkontraktionen muss uns also eine direkte Vorstellung von dem Abscheidungsvermögen des Wassergefässsystems geben. Eine sehr lehrreiche Zusammenstellung über unsere bisherige Kenntnis hinsichtlich der Kontraktionsfrequenz der Blase bei verschiedenen Formen mit einem Wassergefässsystem finden wir in der Arbeit Burians (l. c., S. 326). Ich erlaube mir hier seine Tabelle zu zitieren:

Trematoden	Sphyranura Osleri	30 Sek.
	Cotylaspis insignis	20—55 Sek.
Scolices von einigen Bandwürmern		ca. 2 Sek.
Rotatorien	Apsilus vorax	60 Sek.
	Callidina symbiotica	45 Sek.
	Asplanchnus priodonta	15 Sek.
	» helvetica	6 Sek.
	Polyarthra platyptera	6 Sek.

Zu dieser Zusammenstellung kann ich folgende eigene Beobachtungen und approximative Berechnungen hinzufügen:

Tab. IX.

	Art.	Zeitintervall zwischen zwei Blasenkontraktionen.	Verhältnis des Blasenvolums zum Körpervolumen [1].	Berechnete Zeit für die Ausscheidung einer dem Körpervolumen entsprechenden Flüssigkeitsmenge.
Trematoden.	*Dist. globiporum* Rud. (in *Bythinia tentaculata*).	ca. 35 Sek.	ca 1:170	1 St. 40 Min.
	Cercaria microcotyla Fil. (in *Paludina vivipara*).	1—3 Min.	ca. 1:40	$^2/_3$— 2 St.
Rotatorien.	*Synchaeta tremula.*	ca. 1 Min.	ca. 1:70	1 St. 10 Min.
	Rattulus-Arten.	3—4 Sek.	ca. 1:500	25—35 Min.

Zum Vergleiche möge mitgeteilt werden, dass Joliet (1883, S. 1081) und Willem (1910) berechnet haben, dass eine Wassermenge von der Grösse des Körpervolumens von den untersuchten Rotatorien innerhalb einiger Minuten, resp. einiger Stunden ausgeschieden werde.

[1] Der Berechnung des Körpervolumens der Trematoden und der *Rattulus*-Arten wurde die Formel für das Volumen eines Ellipsoids, $^4/_3 \pi . a . b . c$ zu Grunde gelegt, wobei a, b und c den Halbachsen für Länge, Breite und Durchschnitt entsprechen; für die *Rattulus*-Arten gilt ziemlich genau die Formel des Rotationsellipsoids, $^4/_3 \pi ab^2$. Die *Synchaeta*-Arten haben dagegen eine mehr konische Körperform.

Auch abgesehen von allen derartigen natürlich äusserst approximativen Berechnungen bekommt man einen starken Eindruck von dem Ausscheidungsvermögen — oder vielleicht sollte man richtiger sagen dem Filtrationsvermögen — des Wassergefässsystems, wenn man die enorme Grösse der kontraktilen Blase in Betracht zieht. Bei *Asplancha brightwelli* (Gosse) kann sie $^1/_4$ des Körpervolumens einnehmen, bei *A. ebbesbornii* (Hudson) bis zu $^2/_3$ (nach Hudson und Gosse 1886); die letztere Ziffer wird auch für *Brachionus militaris* (Cohn) angegeben.

Ungesucht kommt man zu dem Vergleiche mit Formen, welche echte Nephridien besitzen, wie z. B. *Lumbricus*, wo der Blaseninhalt nach Cuénot (1898) nicht häufiger als ungefähr jeden dritten Tag entleert wird; nach diesem Verf. soll die Strömung in den Segmentalorganen bisweilen sogar vollkommen aufhören. Auch Willem und Minne (1899) heben hervor, dass die Strömung der Nephridialflüssigkeit bei den Oligochäten ziemlich langsam erfolgt und bei den Lumbriciden weiterhin durch den kapillaren Widerstand in den langen und engen Schleifenkanälen erschwert wird. Burian bemerkt daher (S. 327), dass der enorme Unterschied, der zwischen den Wassergefässen und den Nephridien der Anneliden im Hinblick auf die *Strömungsgeschwindigkeit* vorhanden ist, vollkommen unerklärlich wäre, wenn man annähme, dass beide Arten von Emunktorien funktionell vollkommen gleichwertig wären. Er hält es daher für recht wahrscheinlich, dass die Wassergefässe mit ihrem raschen Flüssigkeitsstrom wesentlich dazu dienen den in den Körper hineingelangten Wasserüberschuss abzuführen, dass sie also in der gleichen Weise wie die pulsierende Vakuole der Protozoen und abweichend von den Nephridien der Anneliden neben der rein emunktoriellen Wirksamkeit auch die Aufgabe haben als *Regulatoren des Wassergehalts* zu dienen.

Auch wenn man in Betracht zieht, dass die Wasserdurchströmung bei Rotatorien eine besondere nahrungs- und auch wohl respirationsphysiologische Bedeutung hat und ferner, dass es nicht sicher oder nicht einmal wahrscheinlich ist, dass die Flüssigkeitsströmung bei *allen* Formen mit einem Wassergefässsystem so stark ist, so dürfte es doch auf Grund des eben Angeführten kaum bezweifelt werden können, dass die Regulation des Wassergehalts des Körpers eine ausserordentlich wichtige, dem Wassergefässsystem zukommende Aufgabe ist.

Mit dieser Wasserregulation geht indessen wahrscheinlich, wie wir im Folgenden sehen werden, auch eine Regulation des osmotischen Druckes in den Geweben Hand in Hand.

Als ich vor einigen Jahren mit meinen Untersuchungen über die marinen Turbellarien begann, fiel es mir auf, wie schwer es meistens war über den Bau des Wassergefässsystems bei diesen Formen ins Klare zu kommen. Diese Schwierigkeit, welche darauf zurückgeht, dass die Kanäle selten deutlich hervortreten, existiert lange nicht in gleichem Grade bei den Süsswasserformen, welche ich früher studiert hatte. Besonders bei den Rhabdocölen tritt der Unterschied in der Entwicklung des Wassergefässsystems bei den Süss- und den Salzwasserformen stark hervor.

Es zeigte sich später, dass auch Forscher mit einer längeren Erfahrung auf

diesem Gebiete zu den gleichen Resultaten gekommen waren. So lesen wir in v. Graff's grosser Monographie über die Rhabdocölen: »Dazu kommt noch der weitere Umstand, dass die im Salzwasser lebenden Formen, auch wenn sie sonst sehr durchsichtig sind, doch nur selten die Wahrnehmung des Gefässsystems gestatten. Die Tatsache war schon Schmidt bekannt, wogegen es bis heute an einer Erklärung derselben gebricht» (S. 100).

Ich für meinen Teil glaube, dass die schwächere Entwicklung bei den marinen Formen mit dem hohen osmotischen Drucke des umgebenden Mediums in Zusammenhang steht.

Auf Grund der Untersuchungen Botazzi's, Fredericq's und zahlreicher anderer Forscher wissen wir, dass der osmotische Druck bei den Süsswasserfischen einerseits, den Salzwasserfischen anderseits bedeutende Unterscheide aufweist. Man kann diese Verschiedenheit so ausdrücken, dass die Körperflüssigkeiten bei den Süsswasserformen und bei den Meeresteleostien einen konstanten osmotischen Druck besitzen, welcher höher ist als der in dem Medium der Umgebung herrschende Druck, während die Körperflüssigkeiten bei Salzwasserformen im allgemeinen (bes. Elasmobranchien) mit der Umgebung ungefähr isotonisch sind. Diese Verschiedenheit erstreckt sich auch auf die Evertebraten. Darüber sagt Botazzi (1908, S. 268): »Unter den See- und Süsswassertieren gibt es einen tiefen Unterschied bei den Wirbellosen; denn während die Seewirbellosen auf dieselbe Art wie die Elasmobranchien und Ganoiden alles Tiere sind, welche innere Flüssigkeiten haben, die isotonisch mit dem Wasser sind, in welchem sie leben, haben die Süsswasserinvertebraten hingegen Flüssigkeiten von einer bestimmten Koncentration, welche sie konstant erhalten, solange sie in demselben salzarmen Wasser leben.»

Allerdings wissen wir nichts über den osmotischen Druck bei den Süss- und den Salzwasserturbellarien. Es liegt indessen die Annahme sehr nahe, dass hinsichtlich des osmotischen Druckes bei den Turbellarien ähnliche Verhältnisse herrschen wie sie für Cölenteraten, Echinodermen, Gephyréen, Crustacéen, Gastropoden und Cephalopoden festgestellt wurden. Da der osmotische Druck im allgemeinen durch die Ausscheidungsorgane reguliert zu werden pflegt, kann man Veranlassung haben in dem Wassergefässsystem die osmoregulatorische Einrichtung der Turbellarien zu sehen. Wir können von der einfachen Voraussetzung ausgehen, dass die Ausbildung eines relativ hohen und konstanten osmotischen Überdrucks bei den Süsswasserturbellarien eine recht bedeutende osmotische Arbeit erfordert. Diese osmotische Arbeit wird durch das Vorkommen eines reich verzweigten Wassergefässsystems erleichtert, besonders da die Terminalzellen desselben durch zahlreiche Protoplasmaausläufer mit den Parenchymzellen der Umgebung in Verbindung stehen. Bei den marinen Formen, welche in einem salzreichen Milieu leben, ist lange nicht die gleiche osmotische Arbeit notwendig; im Gegenteil: es würde wohl eine allzu hohe Hypertonicität in den Zellen auf das Protoplasma eine schädliche Wirkung haben. Nur bei stärkeren Schwankungen des Salzgehalts des umgebenden Mediums könnten die osmo-

regulatorischen Eigenschaften des Wassergefässsystems möglicherweise eine etwas grössere Bedeutung erhalten.

Ich stelle mir vor, dass dies der Grund ist, warum das Wassergefässsystem bei den Salzwasserturbellarien nicht die gleiche kräftige Entwicklung erreicht wie bei Süsswasserformen. Was die Polycladen betrifft, so dürfte das sporadische Vorkommen eines Wassergefässsystems eher darauf hindeuten, dass dieses Organ bei ihnen in regressiver Entwicklung steht als in progressiver. Möglicherweise dürfte man sogar die Vermutung wagen können, dass ihre Urformen früher mehr pelagisch lebten — wie ihre Larven — oder im allgemeinen grösseren Schwankungen hinsichtlich des Salzgehaltes in dem umgebenden Medium ausgesetzt waren. Was dagegen die Acölen betrifft, so dürften diese wohl als eine Gruppe zu betrachten sein, die auf einer primitiveren Organisationsstufe stehen geblieben und bei der ein Wassergefässsystem überhaupt nicht zur Entwicklung gekommen ist; in osmo-regulatorischer Hinsicht stehen sie also weiterhin auf dem Cölenteraten-Stadium. Bei den Rhabdocölen und den Tricladen, welche zum grossen Teile zum Leben im Süsswasser übergegangen sind und deren marine Repräsentanten in Küstengebieten mit deren wechselndem Salzgehalte leben, finden wir dagegen ein Wassergefässsystem, welches jedoch bei den Süsswasserformen weit stärker entwickelt ist als bei den Salzwasserformen.

Von dem gleichen Standpunkt aus — im Hinblick auf die osmo-regulatorische Funktion des Wassergefässsystems — muss man meiner Auffassung nach das Vorkommen von besonderen Hilfseinrichtungen des Wassergefässsystems betrachten. Hierher rechne ich vor allem die kontraktile Blase bei den Rotatorien, den Trematoden und bei gewissen Cestoden. Auch die *Foramina secundaria* der letzteren könnten hierher gerechnet werden.

Es ist besonders interessant, wenn man findet, dass eine solche kontraktile Wassergefässblase auch bei einigen Turbellarien-Gattungen auftritt, welche sowohl marine als auch Süsswasser-Repräsentanten besitzen. *Nur bei den Süsswasserformen hat man die kontraktile Blase gefunden; auch sonst ist das Wassergefässsystem bei ihnen stark entwickelt. Bei den Salzwasserformen dagegen fehlt die kontraktile Blase, und das Wassergefässsystem ist schwach ausgebildet.*

Bei der Süsswasserform *Polycystis gœttei* Bressl. findet sich »im Hinterende eine höchst auffällige langgestreckte dickwandige und vorn blindgeschlossene, sehr kontraktile Blase von etwa halber Rüssellänge, in deren vorderes Viertel von der Seite her die beiden Excretionskanäle einmünden» (Bresslau 1906, S. 418). Diese Blase hat sich nach Bresslau sekundär durch Einstülpung der Hautpartie gebildet, auf welcher die beiden Wassergefässstämme ursprünglich ausmündeten. Das ursprüngliche Verhältnis finden wir nach Bresslau bei den marinen Arten, z. B. bei *P. mamertina* (v. Graffe), wo die Blase fehlt. Bresslau zieht daraus den wahrscheinlich vollkommen richtigen Schluss: »Die Ausbildung dieses sekundären Exkretionsbechers bei *P. gœttei* darf jedoch umso eher als eine im Zusammenhang mit der Anpassung an das Süsswasserleben aufgetretene Erscheinung angesehen

werden, als . . . die gleiche Abänderung sich ganz unabhängig noch ein zweites mal bei dem gleichfalls zum Süsswasserleben übergegangenen *Phonorhynchus* (*Macrorhynchus*) *lemanus* eingestellt hat, dessen nächster marinen Verwandter *Ph. helgolandicus* sie ebensowenig besitzt wie die als Stammform von *Polycystis gœttei* zu betrachtende *P. mamertina*» (l. c., S. 422). Diesem Schluss hat später auch Sekera (1911) beipflichtet. Eine Ansicht über die Ursache, warum eine solche kontraktile Wassergefässblase gerade bei den Süsswasserformen zur Entwicklung kam, findet man weder bei Bresslau noch bei Sekera. Ich für meinen Teil deute die Wassergefässblase als einen osmo-regulatorischen Hilfsmechanismus. Welch grosse Bedeutung dieser gerade bei den Süsswasserformen besitzt, braucht wohl kaum näher erklärt zu werden.

Auch von der Gattung *Gyratrix* kennen wir eine marine Art, *G. attemsi,* und eine Süsswasserform, *G. hermaphroditus.* Eine Blase wurde bei der letzteren Form nicht gefunden. Es scheint mir jedoch, als würden die Endteile der Gefässtämme — die Ampullen — auch hier einen gewissen Grad von Kontraktilität besitzen. Die Gefässwände werden in dieser Partie von einer dicken Plasmaschicht gebildet; eine innere muskuläre Schicht, sowie sie bei *P. gœttei* vorhanden ist (vgl. Sekera), gelang es mir jedoch nicht zu entdecken. In der inneren Wand sieht man oft kleine nischenförmige Höhlungen entstehen und verschwinden. Ein paarmal habe ich auch beobachtet, dass die Wände sich langsam einander näherten, so dass das Lumen verschwand oder nur eine schmale Spalte mit zahlreichen kleinen Nischen in den umgebenden Wänden darstellte, die oft von dem inneren Lumen abgeschnürt zu sein schienen. Nach einer Weile öffnete sich die Spalte immer mehr und mehr und schliesslich nahm das Lumen wieder seine frühere Weite an (vgl. Textf. 12, g_1 g_2). Vielleicht ist demnach dieser Umstand ein Zeichen dafür, dass auch bei *Gyratrix hermaphroditus* ein osmo-regulatorisches Hilfsorgan — eine Wassergefässblase — in Entwicklung begriffen ist. Da diese Art auch in Brackwasser angetroffen wird, können wir sie eventuell als eine verhältnismässig spät ins Süsswasser ausgewanderte Form betrachten (vgl. auch v. Graff 1904/08, S. 2147). Sie hat nicht eine kontraktile Blase von der gleichen Effektivität wie die Wassergefässblase bei der älteren Süsswasserform *Polycystis gœttei.*

Kontraktile Wassergefässblasen finden sich im übrigen bei einer Anzahl rhabdocöler und allöocöler Formen, die nur im Süsswasser vorkommen.

Bei *Opistoma* münden nach Vejdovsky (1895, S. 104) die Ausführungsgänge des Wassergefässsystems an der Bauchseite unmittelbar hinter dem Mund mit ampullenförmigen Endstücken aus. Die letzteren sind nach Vejdovsky pulsierende Gebilde. Nur durch Beobachtung des Exkretionsprozesses kann man über die Ausmündungsstellen Klarheit bekommen. Die Ampullen schwellen mehr und mehr an, indem sie sich mit einer wasserklaren Flüssigkeit füllen, und schliesslich tritt noch ein V-förmiger Verbindungskanal zwischen den beiden Ampullen hervor, der sich mit einer kleinen, zwischen den beiden Ampullen gelegenen Öffnung nach aussen hin öffnet.

Ähnliche Blasenkontraktionen beobachtete Vejdovsky bei *Bothrioplana bohemica*. Bei dieser Form besitzt das Wassergefässsystem zwei Öffnungsporen, eine vordere und eine hintere. Kurz vor dem Entleerungsakte bildet sich an der hinteren Pore eine blasenförmige Erweiterung des Endstückes, die mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt ist, welche später durch eine plötzliche Zusammenziehung der Wände der Blase ausgepresst wird. Auch durch die vordere Mündungspore dürfte Wassergefässflüssigkeit ausgepresst werden, denn ringsum den gemeinsamen Ausführungskanal der vorderen Wassergefässzweige liegt ein »wahrscheinlich kontraktiles und dickwandiges Säckchen» (l. c., S. 184).

In anderen Fällen kommen blasenförmige Erweiterungen der Endstämme vor, jedoch ohne dass Kontraktionen beobachtet werden können. Derartige ampullenförmig erweiterte Endstücke hat z. B. Mereschkowsky bei *Mesostoma graffii* (Meresch.) gefunden (S. 49 und T. IV, Fig. 5). In diesen Fällen könnte es sich vielleicht ebenfalls um eine durch das Süsswasserleben hervorgerufene, beginnende Ausbildung von kontraktilen Wassergefässblasen handeln.

Ich glaube an der Hand dieser Andeutungen gezeigt zu haben, dass es Vieles gibt, was für die Richtigkeit der Gesichtspunkte hinsichtlich der Funktionen des Wassergefässsystems spricht, die ich früher angeführt habe.

Zusammenfassend können wir demnach sagen, dass *das Wassergefässsystem in erster Linie wahrscheinlich als Regulator des Wassergehaltes im Körper dient. Im Zusammenhang damit kann es auch als Regulator des osmotischen Druckes in den Geweben dienen. Der Umstand, dass es als Ausscheidungsorgan wirkt, hat zur Folge dass es auch exkretorische Funktionen übernehmen kann. Bei den höher organisierten Formen treten diese so stark hervor, dass das Wassergefässsystem bei diesen als ein Exkretionsorgan in des Wortes eigentlicher Bedeutung aufgefasst werden kann. Aber durchgehends treffen wir nicht-emunktorielle Exkretionsformen an, die im wesentlichen ebenso beschaffen sind wie bei den Cölenteraten — also Darmexkretion, verschiedene Arten von Exkretspeicherung* u. s. w. *Bei einer grossen Anzahl von hierhergehörigen Formen, besonders unter den Turbellarien, sind derartige Exkretionsmechanismen noch von überwiegender Bedeutung.*

Nachtrag.

Erst nachdem das Manuskript dieser Arbeit fertig geworden war, bekam ich eine Mitteilung von E. Reisinger (1922) zu Gesicht, welche die Fragen sehr eng berührt, die im zweiten Teil meiner Arbeit erörtet sind. Wie ich hat auch er Versuche mit Vitalfärbungen gemacht (hauptsächlich Methylenblau, Bismarckbraun, Neutralrot und Alizarin wurden hierzu benutzt). Die Arten, die R. am genausten untersucht zu haben scheint, sind *Gyratrix hermaphroditus, Polycystis goettei* und eine neu gefundene Art, *Anoplorhynchus piger* Steinböck aus der Familie *Trigonostomidae* — alles also Arten, welche zu der Gruppe der mit einem Scheidenrüssel versehenen Rhabdocölen (*Calyptorhynchia*) gehören. Er ist hierbei zu Ergebnissen gekommen, die — ganz natürlich — mit meinen eigenen in vielem übereinstimmen.

Von besonders grossem Interesse ist es, dass, nach R., das Wassergefässsystem auch bei *Polycystis goettei* und *Anoplorhynchus piger* wie bei *Gyratrix hermaphroditus* eine Teilung in eine neutralrotspeichernde Distalpartie und eine alizarinspeichernde terminale Proximalpartie aufweist. Zwischen diesen Partien scheint ein in atrocytärer Hinsicht völlig inaktiver Gefässteil zu liegen (dem proximalen Gefässtamm bei *Gyratrix* entsprechend). In welcher Art sich die feineren Kapillaren zu den vitalen Farbstoffen verhalten geht nicht aus Reisinger's Mitteilung hervor. Im Anschluss ans Wassergefässsystem stehende atrocytäre Drüsenzellen (»Paranephrocyten» nach R.) hat R. sowohl bei *Gyratrix* als auch bei *Polycystis goettei* gefunden. Bei der ersteren Art beschreibt er, ausser dem von mir beobachteten Atrocytenpaar, auch ein hinteres Drüsenpaar (um die Endteile der distalen Gefässtämme liegend). Ich bin aber nicht völlig davon überzeugt, dass die von R. bei *Polycystis goettei* gefundenen und abgebildeten grossen Drüsenzellen wirklichen Wassergefässatrocyten entsprechen; was Grösse und Aussehen anbetrifft (vgl. Fig. 2 bei R.) erinnern sie sehr stark an die grossen Schleimzellen bei *Polycystis nägelii* (S. 153).

Ich erlaube mir Reisinger's auf die Versuche gegründete Ansichten über die Exkretionsphysiologie der Turbellarien anzuführen.

»1) Das Epithel der Excretionskanäle und nicht die Terminalzellen stellen, wie es scheint, den wesentlichst excretorischen Teil der Rhabdocölenemunktorien dar.

2) Im System der Excretionskanäle sind es die Zellen der Hauptstämme und da vorzüglich der »rücklaufenden» Teile derselben, welche, in hohem Grade zur

Athrocytose befähigt und, vielfach durch Paranephrocyten unterstützt, hauptsächlich excretorisch tätig sind.

3) Bei den Vertretern der Calyptorhynchia kommt auch das im Bereich der Ausmündungen des Excretionsapparates gelegene homogene Plasma für die Ausscheidung bestimmter Stoffe in Betracht.».

Die Terminalzellen des Turbellarienemunktoriums kommen, nach R., vornehmlich für die Abscheidung von Imbibitionswasser in Betracht. —

Die Ähnlichkeit zwischen Reisinger's und meinen eigenen, auf Grund eines weitaus reicheren und vielseitigeren Materials, gezogenen Schlüsse ist ja sehr auffallend!

Meine Untersuchungen hinsichtlich der Farbenexkretion bei *Dendrocoelum*, *Gyratrix* u. a. Süsswasserturbellarien waren hauptsächlich schon im Jahre 1919 abgeschlossen und in meinem Lizentiaten-Spezimen mitgeteilt. Leider unterliess ich es jedoch eine gedruckte präliminare Mitteilung über meine Ergebnisse zu geben, da ich hoffte, die ausführlichere Arbeit bald darauf abschliessen und im Druck vorlegen zu können.

Litteraturverzeichnis.

Abderhalden, E., 1911. Über den Gehalt von Eingeweidewürmern an peptolytischen Fermenten. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 74.

Abderhalden, E. u. Heise, R., 1909. Über das Vorkommen peptolytischer Fermente bei Wirbellosen. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 62.

Arnold, G., 1910. Intracellular and General Digestive Processes in Planariæ. Quart. Journ. micr. Sc., N. S. Vol. 54.

Asher u. Garmus, 1911. Die Permeabilität und das Scheidevermögen der Drüsenzellen für Farbstoffe u. s. w. Centralbl. f. Physiol. Bd. 25.

van Beneden, P. J., 1850. Les vers cestoides ou acotyles. Bruxelles.

Biederman, W., 1898. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 72.

—, 1911. Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. In Winterstein: Handbuch d. vergleich. Physiol. II. Physiologie des Stoffwechsels. 1 H.

Bock, S., 1913. Studien über Polycladen. Zool. bidrag från Uppsala (Zool. Beiträge aus Uppsala). Bd. 2.

Bottazzi, F., 1908. Osmotischer Druck und elektrische Leitfähigkeit der Flüssigkeiten etc. Ergebn. d. Physiol. Bd. 7.

Braun, M., 1879—93. Trematodes, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4. (Vermes), I. a.

—, 1894—1900. Cestodes, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. b.

Bresslau, E., 1906. Eine neue Art der marinen Turbellariengattung Polycystis (Macrorhynchus) aus dem Süsswasser. Zool. Anz. Bd. 30.

Bruntz, L., et Spillmann, L., 1911. La coloration vitale des leucocytes doit avoir une signification physiologique. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 152.

Burian, R. u. a. Verf. 1910—21. Die Exkretion. In Winterstein: Handbuch d. vergleich. Physiol. II. Physiologie des Stoffwechsels. 2. H.

Bürger, O., 1897—1907. Nemertini. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4. (Vermes), Suppl.

Böhmig, L., 1890. Untersuchungen über rhabdocœlen Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51.

—, 1906. Tricladenstudien I. Tricladida maricola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 81.

—, 1909. Turbellaria, Strudelwürmer. II Teil: Tricladida. In Süsswasserfauna Deutschlands. H. 19.

Carus, J. V., 1857. Icones Zootomicæ (Fig. 16, T. VIII). Leipzig.

Claparède, E., 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig.

Cohnheim, O., 1912. Zur Physiologie der Nierensekretion. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 80.

Cuénot, L., 1892. Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. Arch. de Biol. T. 12.

—, 1898. Études physiologiques sur les Oligochètes. Arch. de Biol. T. 15.

Eisig, H., 1887. Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 16.

Fischel, A., 1908. Untersuchungen über vitale Färbung an Süsswassertiere, insbesondere bei Cladoceren. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. Bd. I.

—, 1910. Vitale Färbung. In Enzyklopedie d. Mikroskop. Technik. Bd. II.

Francotte, P., 1881. Sur l'appareil excréteur des Turbellariés Rhabdocœles et Dendrocœles. Arch. de Biologie. Bd. 2.

Fredericq, L., 1878. Sur la digestion des albuminoides chez quelques invertebrés. Arch. de Zool. expér. T. 7.
Gast, R., 1900. Beiträge zur Kenntnis von Apsilus vorax. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67.
Gegenbaur, C., 1852. Über die sogenannten Respirationsorgane des Regenwurmes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4.
Goldschmidt, R., 1906. Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. 29.
Goodrich, E., 1899. On the Nephridia of the Polychæta. Part II. Glycera and Goniada. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 41.
Graber, V., 1879. Über Amöboid-Epithelien. Zool. Anz.
Graf, A., 1894. Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von Nephelis vulgaris. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 28. Jena.
v. Graff, L., 1875. Neue Mittheilungen über Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.
—, 1882. Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocœlida. Leipzig.
—, 1899. Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. Leipzig.
—, 1903. Die Turbellarien als Parasiten und Wirte. Festschr. d. Universität Graz. Graz.
—, 1904—08. Acœla und Rhabdocœla in Bronn's Klassèn und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. c.
—, 1905 a. Turbellaria. I. Acœla, in Das Tierreich. Lief. 23. Berlin.
—, 1905 b. Marine Turbellarien Orotavas und der Küsten Europas. II Rhabdocoela. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 83.
—, 1909. Turbellaria, Strudelwürmer. I Teil: Allgemeines und Rhabdocoela. In Süsswasserfauna Deutschlands. H. 19.
—, 1911. Acoela, Rhabdocoela und Alloeocoela des Ostens der Vereinigten Staaten von Amerika. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 99.
—, 1912—17. Tricladida, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Bd. 4 (Vermes), I. c.
—, 1913. Turbellaria. II. Rhabdocœlida, in Das Tierreich. Lief. 35. Berlin.
Greenwood, M., 1892. On retractile cilia in the intestine of Lumbricus. Journ. of Physiol. Vol. 13
Grosvenor, G. H., 1903. On the nematocysts of Aeolids. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 71.
Hadzi, J., 1906. Vorversuche zur Biologie der Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22.
Hallez, P., 1873. Observations sur le Prostomum lineare (Örst.). Arch. de Zool. Exp. T. II.
v. Hofsten, N., 1907. Studien über Turbellarien aus Berner Oberland. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85.
—, 1910. Zur Synonymik und systematischen Stellung von Castrella truncata (Abildg.) Zool. Anz. Bd. 35.
Hudson, C. T. and Gosse, Ph. H., 1886. The Rotifera or Wheel-Animalcules. London.
Höber, R. und Königsberg, A., 1905. Farbstoffausscheidung durch die Nieren. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108.
Höber, R., 1914. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig.
—, 1920. Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Aufl. 2. Berlin.
Jander, R., 1897. Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 10.
Joliet, L., 1883. Sur la fonction du sac rénal chez les Hétéropodes. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. T. 97.
Jordan, H., 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Bd. I, Die Ernährung. Jena.
Keeble, F. and Gamble, F. W., 1907. The origine and nature of the green cells of Convoluta roscoffensis. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. 51.
Kepner, W. A., 1911. Nematocysts in Microstoma. Woods Hole. Biol. Bull. Bd. 20, No. 5.
Kobert, R., 1903. Über die Enzyme wirbelloser Tiere. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 99.
Kowalevsky, A., 1889. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl. Bd. 9.
—, 1901. Étude biologique de l'Hæmenteria costata. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Pétersbourg, Cl. phys.-math., Sér. 8, T. 11, No. 1.
Lang, A., 1884. Die Polycladen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 11

Looss, A., 1902. Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. 16.
Luther, A., 1904. Die Eumesostominen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 77.
—, 1908. Zur Kenntniss der Gattung Macrostoma. Festschr. f. Palmén. No. 5.
—, 1921. Untersuchungen an rhabdocölen Turbellarien. Fauna et Flora Fennica. 48. No. 1.
Löhner, L., 1911. Zum Exkretionsproblem der Acölen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 12.
—, 1916. Zur Kenntnis der Blutverdauung bei Wirbellosen. Versuche mit Dendrocœlum lacteum. Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. Bd. 36.
Lönnberg, E., 1889. Über eine eigenthümliche Tetrarhynchidenlarve. Bihang till K. V. Ak:s Handl. Stockholm. Bd. 15. Afd. IV, No. 7.
—, 1892. Einige Experimente, Cestoden künstlich lebend zu erhalten. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 11, No. 3—4.
Marchal, P., 1889. L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. de la Soc zool. de France. T. 3.
Martin, C. R., 1908. The Nematocysts of Turbellaria. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. 2. Bd. 52.
Masterman, A. T., 1894. On the nutritive and excretory processes in Porifera. Ann. and Mag. of nat. Hist. Ser. 6. Vol. 13.
Mereschkowsky, K. S., 1878—79. Über einige neue Turbellarien des weissen Meeres. Arch. f. Naturgesch. 45 Jahrg. Bd. I. Berlin.
Mesnil, F., 1901. Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. Ann. de l'Inst. Pasteur. T. 15.
Metschnikoff, E., 1866. Reisebericht in Zeitschr. d. kais. russ. Ministeriums f. Volksaufklärung. Bd. 34.
—, 1878. Über die Verdauungsorgane einiger Süsswasserturbellarien. Zool. Anz.
—, 1880. Über die intracellulare Verdauung bei Cœlenteraten. Zool. Anz.
—, 1883. Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arb. d. Zool. Inst. zu Wien. Bd. 5.
—, 1901. L'immunité dans les maladies infectieuses. Paris.
v. Möllendorff, W., 1915. Die Dispersität der Farbstoffe, ihre Beziehungen zu Ausscheidung und Speicherung in der Niere. Anat. Hefte. Bd. 53, H. 1.
—, 1918 a. Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 90, H. 4.
—, 1918 b. Die Bedeutung von sauren Kolloiden und Lipoiden für die vitale Farbstoffbindung in den Zellen. Ib.
—, 1920. Vitale Färbungen an tierischen Zellen. Ergebnisse d. Physiologie. Bd. 18.
Nirenstein, E., 1920. Über das Wesen der Vitalfärbung. Pflügers Arch. 179.
Ott, H. N., 1892. A Study of Stenostoma leucops O. Schm. Journ. of Morph. T. 7. Boston.
Pantel, J., 1898. Le Thrixion halidayanum. Rond. La Cellule. Bd. 15.
Pearl, E., 1903. The mouvements and reactions of freshwater Planarians. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 46.
Pflüger, E., 1900. Über die Resorption künstlich gefärbter Fette. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 81.
Pintner, Th., 1881. Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arb. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. 3.
Pratt, E. M., 1905. The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogloeal cell plexus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 49.
Pütter, A., 1907—08. Der Stoffwechsel des Blutegels (Hirudo medicinalis). I, II. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 6, 7.
Reisinger, E., 1922. Untersuchungen über Bau und Funktion des Excretionsapparates bei rhabdocölen Turbellarien. Zool. Anz. Bd. 54. Nr. 9/10.
Saint-Hilaire, C., 1910. Beobachtungen über die intracelluläre Verdauung in Darmzellen der Planarien. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 11.
Schultze, M. S., 1851. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. I. Greifswald.
Sekera, E., 1911. Studien über Turbellarien. Sitzungsber. Böhm. Ges. wiss. 53.

Sommer, F., 1874. Über den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocanellata und T. solium L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24.

Stafford, J., 1896. Anatomical structure of Aspidogaster conchicola. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 9.

Stoppenbrink, F., 1905. Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süsswasser-Tricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.

Wagener, G. R., 1852. Enthelminthica, No. III. Arch. f. Anat. u. Physiol. (J. Müller).

Wallengren, H., 1901. Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. I.

Weinland, E., 1901. Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme, bei Ascaris, einen tierischen Gärungsprozess. Zeitschr. f. Biol. Bd. 42.

Vejdowský, F., 1895. Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. I, II. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60.

Westblad, E., 1922. Resorption von Dottertropfen im Darm von Dendrocœlum lacteum (Müll.). Zool. Anz. Bd. 55.

Wilhelmi, J., 1909 a. Tricladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 32.

—, 1909 b. Zur Biologie der Seetricladen. Habilitationsschrift. Leipzig.

Willem, W., et Minne, A., 1899. Recherches sur l'excrétion chez quelques Annélides. Mém. couronées de l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 1. No. 1.

Willem, W., 1910. Recherches sur les Néphridies. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique. Sér. 2. Class. de Sc. 2.

Vogt, C., et Young, E., 1882—94. Traité de l'Anatomie comparée. Paris.

Tafelerklärung.

(Tafel I nach Mikrophotographien, Tafel II nach eigenen Zeichnungen, aus freier Hand. Sämtliche Abbildungen auf T. II — mit Ausnahme der Fig. 5 — nach Tieren, welche mit Neutralrot gefärbt wurden).

Bezeichnungen.

Ab. Z., Abortive Eizellen.
Amp., Ampulle.
Atr., Atrocyte.
D., Darm.
dist. Wg., distaler Schenkel des Wassergefässsystems.
D. M., Darmmuskulatur.
Dr. m., Drüsenmündung.
Dr. z., Drüsenzelle.
Ei. K., Kern der Eizelle.
E. Wg., Endstück des Wassergefässsystems.
Exkr., Exkretkörnchen.
F., Fettropfen.
F. bl., Farbenblase.
F. n., Farbennadeln.
Germ., Germarium.
H. Wg., Hauptstamm des Wassergefässsystems.
K., Kern.
K. dr., »Kreuzdrüsen».
K. k., Körnerkolbenzellen.
Konkr., Konkrementen.
K. Phdr., Körnige Pharyngealdrüsenzelle.
L., Lackmuskörnchen.
M., Muskel.
N. m., Nahrungsmasse.
N. r., Nervenring.
O., Mund.
P., Porus des Wassergefässsystems.
prox. Wg., proximaler Schenkel des Wassergefässsystems.
S., Sekretball.
Sam. bl., »Samenblase».
Schn. Wg., Schnabelast des Wassergefässsystems.
Ut., »Uterus».
W. fl., Wimperflamme.
Wg., Wassergefäss.
W. R., Wasserklarer Raum.
X., Syncytiummasse.

TAFEL I.

Fig. 1. *Microstomum lineare.* — Querschnitt im Gegend des Keimstockes. Gilson. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $^{200}/_{1}$.

Fig. 2. *Acrorhynchus caledonicus.* — Querschnitt im Gegend des Keimstockes. Gilson. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $^{200}/_{1}$.

Fig. 3. *Phænocora unipunctata.* — Querschnitt hinter dem Munde. Sublimat. Eisenhämatox. — Säurefuchsin. — $^{200}/_{1}$.

Fig. 4. *Microstomum lineare.* — Querschnitt durch den Mund und den Darmzipfel. Gilson. Delafield's Hämatox. — $^{360}/_{1}$.

Fig. 5—8. *Prorhynchus stagnalis.* — Querschnitte durch den mittleren Körperteil. Gilson. Delafield's Hämatox. — $^{200}/_{1}$.
Fig. 5—6 von einem Hungertiere.
Fig. 7—8 von einem mit Mehlwurmfett und Karmin gefütterten Tiere.

Fig. 9. *Tetrastemma candidum* (?) — Horisontalschnitt durch die Vorderende. Vitale Methylenblaufärbung. Gilson—Ammoniummolybdat. Saffranin. — $^{60}/_{1}$.

(Verf. gez.).

TAFEL II.

Fig. 1. Körnerkolbenzellen; a. von *Uteriporus vulgaris*, b. von *Monocelis fusca*.

Fig. 2—3. *Mesostoma lingua* (junges Tier).

Fig. 2. Pharynx mit Lateraldrüsen.

Fig. 3. Lateraldrüsenzellen; a. sekretreiche, b. sekretarme Zelle.

Fig. 4—5. *Stenostomum leucops*.

Fig. 4. Zusammengebackter Nahrungsball aus dem Darm nach Fütterung mit mit Sudan III gefärbtem Butterfett (F_1—F_4 m. o. w. verdaute Butterfettkugeln); ein Lackmuskörnchen (L) war zufälligerweise mit der Nahrung eingekommen.

Fig. 5. Butterfettkugeln, mit Sudan III gefärbt, in verschiedenen Stufen der Verdauung.

Fig. 6—8. *Dendrocœlum lacteum*.

Fig. 6. Geschlechtsreifes Tier nach der Färbung.

Fig. 7—8. Gefärbte Elemente aus dem Parenchym.

Fig. 9—10. *Mesostoma lingua*. — Wassergefässe mit Neutralrotatrocyten. (Fig. 10 stärker vergrössert.)

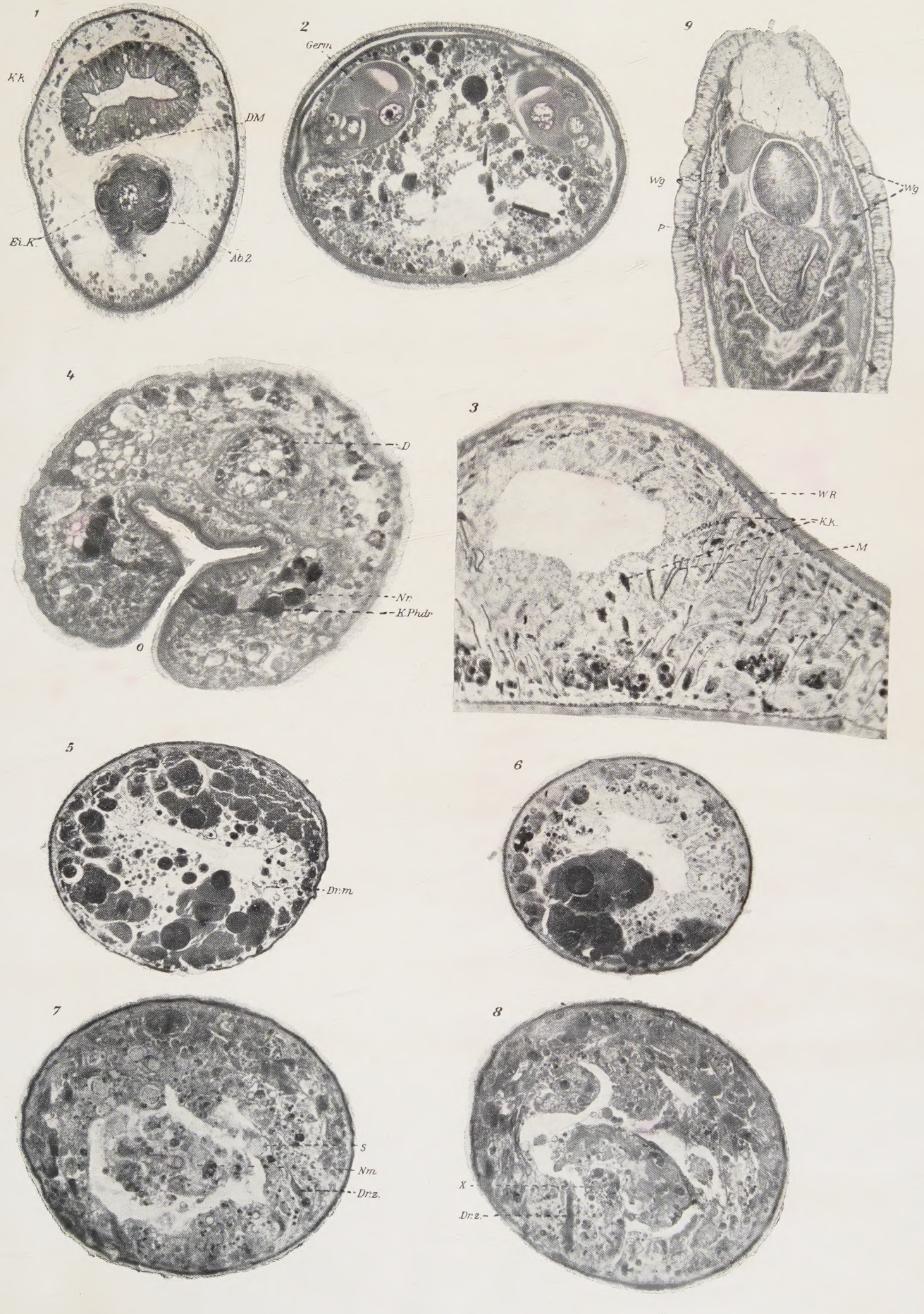
Fig. 11. *Gyratrix hermaphroditus*. — Wassergefässsystem an der linken Seite des Körpers (von der Oberseite gesehen).

Fig. 12. *Acrorhynchus caledonicus*. — Wassergefässsystem und Kreuzdrüsen. (Rechts ein Teil des feinsten Atrocytennetzes eingezeichnet.)

Fig. 13. *Galactosomum lacteum*. — Teil des Wassergefässsystems mit zwei Endkapillären.

(O. Mattson, foto.)

TAF. I.


1
K.K.
DM
Ek.K.
Ab.Z.
2
Germ.
9
Wg
Wg
P.
4
D
Nr.
K.Phdr.
0
3
W.R.
K.K.
M
5
Dr.m.
6
7
S
Nm.
Drz.
8
X.
Drz.